

Gametogenese eines monotelischen Anneliden:
Untersuchungen zur Gonienherkunft, zum Verlauf und
zur Feinstruktur der Spermatogenese bei
Platynereis dumerilii
(Annelida, Polychaeta)

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum

TEXTBAND

vorgelegt von
MICHAEL HANSKE
aus Dortmund

April 1989



Referent: Prof. Dr. D. K. Hofmann

Korreferent: Prof. Dr. W. Scheuermann

Tag der mündlichen Prüfung: 26.06.1989

1.	Einleitung	1
2.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	2
3.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	3
4.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	4
5.	Die Methoden der Musikpädagogik	5
6.	Die Organisation der Musikpädagogik	6
7.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	7
8.	Die Zukunft der Musikpädagogik	8
9.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	9
10.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	10
11.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	11
12.	Die Methoden der Musikpädagogik	12
13.	Die Organisation der Musikpädagogik	13
14.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	14
15.	Die Zukunft der Musikpädagogik	15
16.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	16
17.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	17
18.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	18
19.	Die Methoden der Musikpädagogik	19
20.	Die Organisation der Musikpädagogik	20
21.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	21
22.	Die Zukunft der Musikpädagogik	22
23.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	23
24.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	24
25.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	25
26.	Die Methoden der Musikpädagogik	26
27.	Die Organisation der Musikpädagogik	27
28.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	28
29.	Die Zukunft der Musikpädagogik	29
30.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	30
31.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	31
32.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	32
33.	Die Methoden der Musikpädagogik	33
34.	Die Organisation der Musikpädagogik	34
35.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	35
36.	Die Zukunft der Musikpädagogik	36
37.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	37
38.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	38
39.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	39
40.	Die Methoden der Musikpädagogik	40
41.	Die Organisation der Musikpädagogik	41
42.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	42
43.	Die Zukunft der Musikpädagogik	43
44.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	44
45.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	45
46.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	46
47.	Die Methoden der Musikpädagogik	47
48.	Die Organisation der Musikpädagogik	48
49.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	49
50.	Die Zukunft der Musikpädagogik	50
51.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	51
52.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	52
53.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	53
54.	Die Methoden der Musikpädagogik	54
55.	Die Organisation der Musikpädagogik	55
56.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	56
57.	Die Zukunft der Musikpädagogik	57
58.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	58
59.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	59
60.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	60
61.	Die Methoden der Musikpädagogik	61
62.	Die Organisation der Musikpädagogik	62
63.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	63
64.	Die Zukunft der Musikpädagogik	64
65.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	65
66.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	66
67.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	67
68.	Die Methoden der Musikpädagogik	68
69.	Die Organisation der Musikpädagogik	69
70.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	70
71.	Die Zukunft der Musikpädagogik	71
72.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	72
73.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	73
74.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	74
75.	Die Methoden der Musikpädagogik	75
76.	Die Organisation der Musikpädagogik	76
77.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	77
78.	Die Zukunft der Musikpädagogik	78
79.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	79
80.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	80
81.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	81
82.	Die Methoden der Musikpädagogik	82
83.	Die Organisation der Musikpädagogik	83
84.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	84
85.	Die Zukunft der Musikpädagogik	85
86.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	86
87.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	87
88.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	88
89.	Die Methoden der Musikpädagogik	89
90.	Die Organisation der Musikpädagogik	90
91.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	91
92.	Die Zukunft der Musikpädagogik	92
93.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	93
94.	Die Entwicklung der Musikpädagogik	94
95.	Die Aufgaben der Musikpädagogik	95
96.	Die Methoden der Musikpädagogik	96
97.	Die Organisation der Musikpädagogik	97
98.	Die Ergebnisse der Musikpädagogik	98
99.	Die Zukunft der Musikpädagogik	99
100.	Die Bedeutung der Musik in der Pädagogik	100

für

Martina und Julian

INHALTSVERZEICHNIS TEXTBAND

	Seite
1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG	1
2. VERSUCHSTIER UND ZUCHTMETHODE	
2.1. Versuchstier	6
2.2. Zuchtmethode	7
3. MATERIAL UND METHODEN	
3.1. Untersuchungen zum Spermatogeneseverlauf an Coelomproben	
3.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen	
3.1.1.1. Gewinnung der unfixierten Coelomproben	9
3.1.1.2. Herstellung methylenblaugefärbter Semi-dünnschnittpräparate	10
3.1.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	
3.1.2.1. Herstellung von uranylacetat- und blei-citratkontrastierten Ultradünnschnitten	12
3.2. Untersuchungen zur Gonienherkunft	
3.2.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen	
3.2.1.1. Fixierung und Einbettung	13
3.2.1.2. Färbungen	14
3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	16
3.3. Vergleich zwischen Tieren aus langjähriger Inzucht und F ₁ -Nachzucht von Wildtieren	
3.3.1. Vergleich der Schwärmverteilung zwischen beiden Zuchtlinien	
3.3.2. Vergleich der Spermatogenesestadien	17
3.4. Bestimmung der Chromosomenzahl	
3.4.1. Untersuchungen an Regenerationsgeweben	
3.4.2. Untersuchungen an Embryonenfurchungsstadien	

	Seite
3.4.3. Untersuchungen an Gametogenesestadien	18
3.5. Abbildungen und Photographien	19
4. AUSWERTUNG	20
5. ERGEBNISSE	
5.1. Gonienherkunft	
5.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen an Parapodiensegmenten	21
5.1.2. Elektronenmikroskopische Befunde zur Gonienherkunft	23
5.2. Weiterer Verlauf der Spermatogenese	
5.2.1. Spermatogonienballen I	25
5.2.2. Spermatogonienballen II	28
5.2.3. Spermatocytenballen	30
5.2.4. Spermatocyten	33
5.2.5. Tetrade	34
5.2.6. Spermium	36
5.3. Vergleich zweier Zuchtstämme	
5.3.1. Vergleich der Schwärmverteilung beider Zuchtlinien	37
5.3.2. Verteilung und Größe der Spermatogenesestadien in Bezug auf die Segmentzahl	41
5.4. Coelomocyten	48
5.4.1. Elaeocyte	49
5.4.2. Granulocyte I	50
5.4.3. Granulocyte II	51
5.4.4. Granulocyte III	
5.4.5. Coelomocyte IV	53
5.4.6. Coelomocyte V	54

Seite

5.4.7.	Coelomocyte VI	55
5.5.	Bestimmung der Chromosomenzahl	57
6.	DISKUSSION	59
6.1.	Gonienherkunft	60
6.2.	Verlauf der Spermatogenese	64
6.3.	Coelomocyten	73
6.4.	Haemocyten	78
7.	ZUSAMMENFASSUNG	81
8.	LITERATURVERZEICHNIS	86

DANKSAGUNG

LEBENS LAUF

ERKLÄRUNG

INHALTSVERZEICHNIS BILDBAND

- TAFEL 1: ABLÖSUNG JUNGER SPERMATOGONIENBALLEN I
- TAFEL 2: ABLÖSUNG JUNGER SPERMATOGONIENBALLEN I
- TAFEL 3: BILDUNGSORT DER SPERMATOGONIENBALLEN,
ÜBERSICHT
- TAFEL 4: BILDUNGSORT DER SPERMATOGONIENBALLEN, DETAIL
- TAFEL 5: SPERMATOGONIENBALLEN I IM NOMARSKI-KONTRAST
- TAFEL 6: SPERMATOGONIENBALLEN II IM NOMARSKI-KONTRAST
- TAFEL 7: SPERMATOCYTENBALLEN IM NOMARSKI-KONTRAST
- TAFEL 8: SPERMATOCYTEN BIS SPERMIEN IM NOMARSKI-
KONTRAST
- TAFEL 9: MITOSESTADIEN IN SPERMATOGONIENBALLEN I UND II
- TAFEL 10: ULTRASTRUKTUR SPERMATOGONIENBALLEN I,
ÜBERSICHT
- TAFEL 11: ULTRASTRUKTUR SPERMATOGONIENBALLEN I, DETAILS
- TAFEL 12: ULTRASTRUKTUR SPERMATOGONIENBALLEN I, DETAILS
- TAFEL 13: ULTRASTRUKTUR SPERMATOGONIENBALLEN II,
ÜBERSICHT UND DETAILS
- TAFEL 14: ULTRASTRUKTUR SPERMATOGONIENBALLEN II, DETAILS
- TAFEL 15: ULTRASTRUKTUR SPERMATOCYTENBALLEN, PROPHASE I
- TAFEL 16: ULTRASTRUKTUR KERNANSCHNITTE AUS
VERSCHIEDENEN SPERMATOGENESESTADIEN
- TAFEL 17: ULTRASTRUKTUR SPÄTE SPERMATOCYTENBALLEN
- TAFEL 18: ULTRASTRUKTUR SICH AUFLÖSENDE SPERMATOCYTEN-
BALLEN
- TAFEL 19: ULTRASTRUKTUR SPERMATOCYTEN, 1. REIFETEILUNG
- TAFEL 20: ULTRASTRUKTUR SPERMATOCYTEN, 1. REIFETEILUNG
- TAFEL 21: ULTRASTRUKTUR SPERMATOCYTEN, 1. UND 2. REIFE-
TEILUNG IN DER ÜBERSICHT
- TAFEL 22: ULTRASTRUKTUR SPERMIIUM, DETAILS
- TAFEL 23: ELAEOCYTEN IM NOMARSKI-KONTRAST

- TAFEL 24: ULTRASTRUKTUR ELAEOCYTEN
- TAFEL 25: ULTRASTRUKTUR GRANULOCYTE I
- TAFEL 26: ULTRASTRUKTUR GRANULOCYTE III, COELOMOCYTE V
- TAFEL 27: ULTRASTRUKTUR COELOMOCYTE IV
- TAFEL 28: ULTRASTRUKTUR GRANULOCYTE II, COELOMOCYTE IV
- TAFEL 29: ULTRASTRUKTUR COELOMOCYTE VI
- TAFEL 30: ULTRASTRUKTUR HAEMOCYTEN
- TAFEL 31: MITOSESTADIEN AUS REGENERATIONSGEWEBE
- TAFEL 32: METAPHASEPLATTEN AUS SPERMATOGONIENBALLEN II-ZELLEN
- TAFEL 33: QUETSCHPRÄPARATE AUS ZELLEN VON SPERMATOCYTEN-BALLEN, SPERMATOCYTEN UND TETRADEN

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die Gametogenese und die Reproduktionsbiologie mariner polychaeter Anneliden haben aufgrund ihrer unterschiedlichen Modalitäten innerhalb ihrer Klasse und im Vergleich zu anderen Tierstämmen schon früh zu wissenschaftlichen Untersuchungen veranlaßt. Zu diesen klassischen Arbeiten zählen u. a. der Nachweis der Getrenntgeschlechtlichkeit einiger Polychaeten (DE QUATREFAGES, 1843); die Beschreibung neuer Polychaetenarten (MOQUINTANDON, 1869); die Entwicklungsgeschichte von *Nereis dumerilii* (von WISTINGHAUSEN, 1891; HEMPELMANN, 1911); der Fortpflanzungszyklus bei *Platynereis megalops* (JUST, 1915) und bei *Dodecaceria concharum* (DEHORNE, 1927).

Daneben gibt es eine Reihe von klassischen Arbeiten, die sich ganz spezifischen Fragestellungen zuwenden, wie z. B. der Rolle der Amibocyten (heutige Bezeichnung: Amöbocyten) bei Polychaeten (RACOVITZA, 1895); der Mitosevorgänge in somatischen Geweben während der sexuellen Differenzierung von *Sabella spinulosa* (DEHORNE, 1913); der Bedeutung der Reservezellen bei *Perinereis cultrifera* und *Perinereis marioni* (HERPIN, 1921); den Elaeocyten bei *Perinereis cultrifera* (ROMIEU, 1921); der Muskelhistolyse bei Nereiden (DEHORNE, 1922) und zellulären Veränderungen während der Eireifung bei *Lagis koreni* (DEHORNE, 1925).

Wichtige Untersuchungen stammen von RETZIUS (1904, 1905, 1909), der sich mit den Spermien der Evertebraten, insbesondere mit denen der Nereiden beschäftigt hatte.

Die unterschiedlichen Reproduktionsverhalten innerhalb der Klasse der Polychaeten haben zu einer Einteilung in drei Gruppen geführt (OLIVE & CLARK, 1978):

1. Bei der monotelischen Geschlechtsentwicklung, die für die Familie der Nereiden charakteristisch ist, geben die Individuen in einem einmaligen Vorgang ihre Gameten ab und sterben in vielen Fällen unmittelbar danach. Häufig

ist bei dieser Fortpflanzungsform die Reifung der Geschlechtsprodukte mit somatischen Umdifferenzierungen korreliert. Die Lebenserwartung einzelner Nereidenarten kann dabei weniger als ein Jahr betragen, wie z. B. bei *Neanthes arenaceodontata* (REISH, 1957). Ein bis zwei Jahre dauert der Lebenszyklus bei *Nereis diversicolor* (DALES, 1950) und zwei Jahre alt und mehr können *Nereis vexillosa* (JOHNSON, 1943); *Nereis pelagica*, *Perinereis cultrifera* und *Nereis virens* (BRAFIELD & CHAPMAN, 1967) werden.

Nereis limnicola (SMITH, 1950) und *Micronereis variegata* (RULLIER, 1954) überleben die Abgabe ihrer Gameten und der protandrische Hermaphrodit *Platynereis massiliensis* (HAUENSCHILD, 1969) gelangt erst als "Männchen", danach als "Weibchen" zur Fortpflanzung.

2. Bei der polytelischen Reproduktionsweise überleben die Tiere grundsätzlich die Gametenabgabe, entwickeln erneut reife Geschlechtsprodukte und entlassen diese mit der nächsten Fortpflanzungsperiode. Beispiele für diese in Zyklen ablaufende Reproduktion, die längere Ruhephasen einschließen können, sind *Cirratulus cirratus* (OLIVE, 1971); *Arenicola marina* (OLIVE, 1972 a, b) und *Harmothoe imbricata* (DALY, 1972).

3. Diese Gruppe enthält Arten, bei denen ständig oder fast ständig ("continuous or semi-continuous") Gameten heranreifen, die mehrmals in kleineren Mengen abgegeben werden. Die Lebenserwartung dieser Tiere beträgt meist ein Jahr. Zu diesem Reproduktionstyp gehören z. B. *Ophryotrocha labronica* (AKESSON, 1967) und alle *Spirorbis*-Arten (DALY und GOLDING, 1977).

Die Entwicklung der Geschlechtsprodukte findet bei den meisten Polychaeten in oft sehr einfach gebauten Gonaden statt, deren Vorkommen auf bestimmte Körperabschnitte oder wenige Parapodiensegmente beschränkt sein kann. Bei *Eunice siciliensis* (HOFMANN 1974, 1975 c) entwickeln sich die Gameten durch Proliferation in einer ersten

Phase in paarigen Gonadensäckchen, die nur im posterioren Teil des Tieres vorhanden sind. Nach Abgabe ins Coelom erfolgt die zweite Phase der Gametogenese unabhängig von Gonadenstrukturen. Bei *Harmothoe imbricata* (DALY, 1972; GARWOOD, 1981) entwickeln sich die Keimzellen angeheftet an segmentale Blutgefäße fertiler Segmente. ECKELBARGER (1975) zeigt bei *Nicolea zostericola*, daß die Gonaden aus Zellplatten bestehen, die dorsal des Bauchmarks gelegen sind. *Typosyllis pulchra* (HEACOX & SCHROEDER, 1981) produziert drei bis vier gametentragende Stolonen, in denen in bestimmten Bereichen der dorso-lateralen Körperwand Keimzellverbände gebildet werden. In *Polydora sp.* (RICE, 1981) liegen die paarigen Gonaden zwischen den intersegmentalen Septen und Nephridien, aufgehängt in dem anterioren, ventrolateralen Coelomzwischenraum. Sackähnliche Gonaden, die dicht an einem Zweig des parapodialen Blutgefäßes liegen und von einem einfachen Epithel umgeben sind, findet man bei *Streblospio benedicti* (RICE, 1981). Bei *Ophryotrocha puerilis* befinden sich in jedem borstentragenden Segment zwei Gonocyten im Peritoneum eines ventral vom Darm gelegenen Blutgefäßes (PFANNENSTIEL und GRÜNIG, 1982 a). Dagegen ist in der Familie der Nereiden eine freie in den Coelomräumen ablaufende Gametogenese die Regel. Frühere Arbeiten über die Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei dieser Familie finden sich bei DEFRETIN (1949), der sechs Nereidenfamilien untersuchte, bei DALES (1950) an *Nereis diversicolor*, bei DURCHON (1952) an *Perinereis cultrifera* und bei RULLIER (1954) an *Micronereis variegata*.

In jüngeren Untersuchungen an Nereiden dominieren Arbeiten über die Oogenese und deren Teilfragen, wie z. B. PORCHET (1967) an *Perinereis cultrifera*; GOULD und SCHROEDER (1969) an *Nereis grubei* und BERTOUT (1973) an *Nereis diversicolor*. Übersichtsarbeiten finden sich in den von FISCHER & PFANNENSTIEL (1984) und WESTHEIDE & HERMANS (1988) herausgegebenen Bänden.

Über die Spermatogenese von Nereiden gibt es Arbeiten an *Perinereis cultrifera* (DURCHON & PORCHET, 1971); *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976, 1977); *Perinereis brevicirris* (KUBO & SAWADA, 1977) und *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987).

Über das Versuchsobjekt dieser Arbeit, *Platynereis dumerilii*, sind von HAUENSCHILD und FISCHER (1969), FISCHER (1974, 1975); FISCHER und WEIGELT (1975); HOFMANN (1975 b), HOFMANN und SCHIEDGES (1984) überwiegend Untersuchungen an weiblichen Tieren erschienen.

Die Spermatogenese dieser Nereidenart wird erstmals von HAUENSCHILD und FISCHER (1969) beschrieben. Weitere lichtmikroskopische Untersuchungen und Befunde zur Spermatogenesesteuerung legten DROSSARD (1976) und SCHIEDGES (1981) vor.

Neue Daten über die zeitliche Folge und Ultrastruktur der coelomalen Spermatogenesestadien stammen von HOFMANN, BOES & HANSKE (1986). PFANNENSTIEL et al. (1987) vergleichen die Gametogenese der beiden Geschwisterarten *Platynereis massiliensis* und *Platynereis dumerilii*.

Grundlage für die vorliegende Arbeit sind die Examensarbeiten von BOES (1986) und HANSKE (1986) und die Kurzveröffentlichung von HOFMANN et al. (1986), in denen eine Neuuntersuchung der Spermatogenese begonnen wurde. Schwerpunkt dieser Arbeit ist daher die detaillierte ultrastrukturelle Darstellung aller Spermatogenesestadien bis zum reifen Spermium.

Da über den Ursprung und die ersten Entwicklungsschritte der Gameten lediglich Vermutungen vorlagen, war ein weiteres Ziel die Untersuchung der Gonienherkunft und das Entwicklungsschicksal der Gonien bis zum ersten Auftreten im Coelom. Ferner wurde versucht, die für andere Nereiden in der Literatur beschriebenen freien somatischen Zellen im Coelom (DHAINAUT, 1966, 1984; BASKIN, 1974) für *Platynereis dumerilii* zu überprüfen und deren zeitliches Auftreten in Korrelation mit dem Spermatoge-

neseverlauf zu systematisieren.

Ein weiteres Anliegen war der Vergleich der Laborzucht mit einer F_1 -Nachzucht von Wildtieren. Dabei sollte untersucht werden, ob zwischen beiden Zuchtlinien signifikante Unterschiede in Hinblick auf Lebenserwartung und Spermatogeneseverlauf auftreten.

Schließlich wurde der bisher unbekannte Chromosomensatz von *Platynereis dumerilii* ermittelt.



2. VERSUCHSTIER UND ZUCHTMETHODE

2.1. Versuchstier

Untersuchungsobjekt der vorliegenden Arbeit ist der marine Polychaet *Platynereis dumerilii* aus der Familie der Nereidae.

Bis 1951 wurden dieser Spezies unter dem Namen *Nereis dumerilii* zwei verschiedene Erscheinungsformen zugeordnet (HEMPELMANN, 1911), eine "planktogene" und eine "nereidogene". HAUENSCHILD (1951) konnte nachweisen, daß es sich um zwei genetisch verschiedene Arten handelt. Die von HEMPELMANN als "planktogene" Form bezeichnete Art ist die getrenntgeschlechtlich lebende *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) mit monotelischer Geschlechtsentwicklung. Die "nereidogene" Form ist die konsekutiv zwittrige *Platynereis massiliensis* (Moquin-Tandon), die Brutpflege betreibt.

Im Verlauf der Individualentwicklung, die bei einer Temperatur von 19.5°C ($\pm$ 0.5°C) nach HAUENSCHILD (1966) im Durchschnitt sechs bis acht Monate dauert, treten folgende Entwicklungsstadien auf: aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich eine Trochophora-Larve, die sich über die Metatrochophora-Larve zur Nectochaeta umwandelt. Weitere Differenzierungsprozesse führen zum Jungwurm. Dieser wächst durch teloblastische Segmentneubildung zur atoken Adultform heran. Somatische Umdifferenzierungen wandeln das atoke Tier vor Ende seines Individuallebens in eine schwärmreife (= epitoke) Form um, die bei Nereiden als "Heteronereis" bezeichnet wird. Nach der frei ins Wasser stattfindenden Abgabe der Gametogeneseprodukte, die durch die Mondphasen bei beiden Geschlechtern synchronisiert ist (HAUENSCHILD, 1955), sterben die Tiere nach wenigen Stunden ab.

2.2 Zuchtmethode

Für die Untersuchungen standen zwei Zuchtlinien zur Verfügung. Das eine Tiermaterial entstammt einer von HAUENSCHILD 1953 aufgebauten und von HOFMANN weitergeführten Laborzucht, in die nur wenige Male Wildtiere eingekreuzt wurden. Die andere Zucht hat ihren Ursprung aus Freilandtieren, die im Herbst 1986 in Arcachon (Bucht südwestlich von Bordeaux) gefangen wurden. Beide Stämme wurden getrennt gehalten, um vergleichende Untersuchungen zu ermöglichen. Die Haltung und Aufzucht erfolgte nach den von HAUENSCHILD und FISCHER 1969 aufgestellten Richtlinien.

Die Tiere wurden bei 20°C im Kulturraum in belüfteten Polystyrolbehältern (20 x 20 x 6 cm) gehalten. Als Zuchtmedium pro Box diente 500 ml eines Gemisches aus natürlichem und künstlichem Seewasser (1 : 1), pasteurisiert bei 80°C. Wasserwechsel und Entfernung des Bodenbelages erfolgte im 14-tägigem Rhythmus. Durch Zugabe von 50 ml Aqua bidest wurde sieben Tage nach Mediumwechsel der verdunstete Seewasseranteil ersetzt. Larven und Jungwürmer, die in runden Glasschalen mit 500 ml Seewassergemisch aufgezogen wurden, bekamen als Futter ausschließlich eine Suspension aus synthetischem Seewasser und dem unter Leuchtstoffröhren kultiviertem Phytoflagellaten *Platymonas* sp.. Die Jungwürmer wurden nach durchschnittlich sechs Wochen in die Polystyrolbehälter umgesetzt. Das Futter dieser Tiere bestand aus kleinzermörsertem Trockenfischfutter (Tetramin) und aus biologischem Anbau stammendem zerkleinertem Spinat. Beide Futtersorten wurden den Tieren einmal pro Woche zugegeben.

Die Synchronisation der Schwärmreife männlicher und weiblicher Tiere wurde durch einen vierwöchigen Belichtungszyklus erreicht. In den ersten drei Wochen belichtete eine Leuchtstoffröhre 16 Stunden pro Tag. In der vierten Woche betrug die Lichtgabe 24 Stunden durch das

zusätzliche Dauerlicht einer 25 W-Glühbirne.

Die Schwärmperiode der reifen Tiere setzte in der Regel sieben Tage nach Ende der Dauerbelichtung ein und dauerte bis zu drei Wochen an. Die reifen Tiere wurden in dieser Zeit täglich abgesammelt und in kleine mit natürlichem Seewasser gefüllte Glasschälchen gesetzt. Nach erfolgreicher Befruchtung und Entfernung der abgeschwärmten Tiere wurden die Eier mehrmals mit natürlichem Seewasser gewaschen und auf kleine Glasschälchen verteilt. Die Schlüpftrate der Gelege in natürlichem Seewasser war oftmals wesentlich höher als im Seewassergemisch. Die geschlüpften Trochophora-Larven sammelten sich am Lichtrand der Schälchen und wurden 24 Stunden nach Gelegeansatz mit einer Pipette abgesammelt und in frisches Seewasser umgesetzt. Der Wechsel der Larven in große Glasschalen mit 500 ml natürlichem Seewasser erfolgte im Durchschnitt nach drei Tagen, nach Erreichen des Dreisegmentstadiums.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. Untersuchungen zum Spermatogeneseverlauf an Coelomproben

3.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen

3.1.1.1. Gewinnung der unfixierten Coelomproben

Vor Durchführung der Segmentzahlbestimmung und Coelomprobenentnahme wurden die ausgesuchten Tiere in einer hypertonischen Magnesiumchloridlösung (55 g $MgCl_2$ pro Liter Aqua bidest) immobilisiert. Nach Beendigung der Eingriffe erfolgte ein sofortiges Umsetzen der Versuchstiere in steriles Seewasser, in dem die Narkosewirkung nach ca. fünf Minuten vollständig verschwunden war. Diese Art der Immobilisierung erwies sich als sehr vorteilhaft, da sie weder Vitalität noch Entwicklung der Tiere zu beeinflussen scheint.

Zur Coelomprobengewinnung wurde das Versuchstier nach fünf bis zehn Minuten Aufenthalt in Magnesiumchloridlösung auf einen Hohlschliffobjektträger aufpipettiert. Die Bestimmung der Segmentzahl erfolgte mit der Durchlichtoptik eines LEITZ SM-Lux Mikroskops (12.5 x 10). Danach wurde dem Tier unter einem WILD M3 Binokular (10 x 16) die Körperwand zwischen zwei Parapodien mit Hilfspitzer Wolframdrahtnadeln eröffnet. Durch leichten Druck auf das Tier in Schnittstellennähe trat Coelominhalt aus (durchschnittliches Volumen ca. 0.75 μl).

Bei normaler Versuchsdurchführung blieb die Schnittwunde klein und größere Blutgefäße und Darmwand wurden nicht verletzt. Nach Verwerfen der Proben mit Oogenesestadien erfolgte die genauere Untersuchung an einem LEITZ Ortholux Mikroskop mit Interferenzkontrast (nach NOMARSKI) bei 250 - 500 facher Vergrößerung.

3.1.1.2. Herstellung methylenblaugefärbter Semidünnpräparate

Die einzelnen Arbeitsschritte zur Dauerpräparatherstellung wurden in Glasblockschälchen durchgeführt. Der Austausch der verwendeten Lösungen erfolgte unter dem Binokular. Das Fixiergemisch, in dem die Coelomproben mindestens zwei Stunden bei 4°C fixiert wurden, bestand aus 2.5 %iger Glutaraldehyd-Lösung und 0.2 M Cacodylatpuffer mit 10 g Glucose pro 100 ml Puffer zur Herstellung einer isoosmotischen Lösung. Die Verwendung von SÖRENSEN-Puffer erwies sich als ungeeignet, da die Zellballen in der Lösung nach kurzer Fixierzeit zerfielen.

Nach Absaugen und Waschen der Probe in reinem Cacodylatpuffer wurden Tropfen einer 4 %igen Osmiumtetroxidlösung (OsO_4) zugegeben und für ca. zwei Stunden bei 4°C osmiert. Nach dreimaligem Waschen in Aqua bidest (jeweils 10 - 15 Minuten) und Durchlaufen einer steigenden Alkoholreihe (20%, 50%, 70%, 95%, 2x100% Ethanol jeweils 10 Minuten) gelangten die Zellballen in eine Mischung aus Ethanol und Propylenoxid (1 : 1), der drei Stufen reinen Propylenoxids folgten (jeweils 15 Minuten).

Der letzten Propylenoxidstufe wurde für 15 Minuten ein Tropfen Epon zugesetzt und anschließend soviel Epon, daß ein Gemisch aus Epon und Propylenoxid (1 : 1) entstand. Nach 60 Minuten erfolgte für zwei Stunden die Umsetzung der Ballen in reines Epon. Die Einbettungsrezeptur stammt aus RUTHMANN (1966) und setzt sich als weichere Mischung für Glasmesser für 10 ml Ansatz aus 4.3 ml Epon 812; 4.1 ml DDSA; 1.6 ml NMA und 0.2 ml (ca. 13 Tropfen) DMP-30 als Härter zusammen.

Die epondurchtränkten Zellballen wurden mit einer spitzen Wolframdrahtnadel in die Spitze von Einbettungskapseln der Firma LKB-Produkter AB, Schweden übertragen. Die mit vier bis sechs Ballen bestückten Plastikkapseln wurden erst nach einer Anpolymerisationszeit von 12 - 16 Stunden bei 60°C mit reinem Epon aufgefüllt, um die Lage

der Ballen in der Kapselspitze zu erhalten.

Die nach weiteren 48 Stunden bei 60°C durchpolymerisierten Blöckchen wurden aus den Plastikkapseln geschnitten und nach Zurechttrimmen unter dem Binokular an einem REICHERT-Ultramikrotom mit Glasmessern geschnitten. Die im Durchschnitt 1 μ m dicken Semidünnschnitte wurden mit einer kleinen Wolframdrahtöse von unten aus dem mit destilliertem Wasser gefüllten Auffangtrog aufgenommen und auf einen Wassertropfen auf einem eiweißglycerin- bzw. chromalaungelatinebeschichtetem Objektträger abgelegt.

Die auf einer Heizplatte bei 80°C getrockneten Objektträger wurden 15 Sekunden mit einem Tropfen Methylenblau pro Schnitt gefärbt (1 g Methylenblau in 100 ml Aqua bidest und 20 ml absolutem Alkohol, Zugabe von 1 g Kaliumcarbonat und Einkochen auf 100 ml) und mit Euparal eingedeckelt.

3.1.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

3.1.2.1. Herstellung von uranylacetat- und bleicitrat-kontrastierten Ultradünnschnitten

Nach lichtmikroskopischer Auswertung (Phasenkontrast) ungefärbter Semidünnschnitte wurden 80 - 100 nm dicke Ultradünnschnitte angefertigt. Die an ihrer Schnittoberfläche durch silberne bis goldene Interferenzfarben als geeignet erkennbaren Schnitte wurden auf formvarbefilmten Kupfernetzchen (0.8 % Formvarlösung in Chloroform) von unten aufgefischt und staubgeschützt getrocknet. Nach Spülen in 20% igem Ethanol (1 Minute) folgte die Kontrastierung mit Uranylacetatlösung (1 Teil 5% iges wässriges Uranylacetat und 1 Teil 96% iger Alkohol, 15 Minuten). Eine Bleicitratkontrastierung (nach VENABLE: 0.1 g Bleicitrat und 0.5 ml 10 N Natronlauge auf 50 ml Aqua bidest; 10 Minuten) wurde nach Spülen in zwei Passagen Ethanol (je 1 Minute) angeschlossen. Beide Kontrastierungen wurden aufgrund der Lichtempfindlichkeit der Lösungen im Dunkeln durchgeführt. Anschließend wurden die Netzchen zuerst in 0.02 N Natronlauge (2 Passagen, je 1 Minute), danach in Aqua bidest (1 Minute), gespült. Die nachfolgenden Untersuchungen fanden an Elektronenmikroskopen der Typen ZEISS EM 9, ZEISS EM 109 T und SIEMENS Elmiskop 101 statt.

3.2. Untersuchungen zur Gonienherkunft

3.2.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen

Durch Auswertung von unfixierten Coelomproben (siehe Punkt 3.1.1.1.) ließen sich geeignete Tiere finden, die erste Gametogenesestadien enthielten. Diese treten nach Durchlaufen der juvenilen Phase der Tiere in Form kleiner Zellballen auf. Zur weiteren Untersuchung wurden nur Tiere herangezogen, die wenig freischwimmende Gonienballen enthielten, in der Vermutung, weitere Ballen an den Proliferationsorten bzw. an Ablösungsbereichen zu finden. Da Oogonien- und Spermatogonienballen in der Frühphase nicht zu unterscheiden sind, wurden lediglich die hinteren Körperhälften fixiert, um zu einem späteren Zeitpunkt das Geschlecht der Tiere an Coelomproben der weiterkultivierten vorderen Hälften bestimmen zu können. Die für die Versuche ausgewählten Tiere hatten zwischen 42 und 52 Parapodiensegmente.

3.2.1.1. Fixierung und Einbettung

Die ausgewählten Tiere wurden mit Magnesiumchloridlösung immobilisiert und mit einem Skalpelli in zwei Hälften getrennt. Die vorderen Hälften wurden einzeln in Petrischalen in sterilem Seewasser zur späteren Geschlechtsbestimmung weitergezogen. Die hinteren Hälften wurden mindestens 12 Stunden in BOUIN'schem Gemisch fixiert (15 ml in Seewasser gesättigte Pikrinsäure, 5 ml Formol und 1 ml Eisessig).

Um die Objekte in möglichst gut gestrecktem Zustand zu erhalten, wurden sie auf einen Objektträger gebracht, die Narkoselösung abgesaugt und mit einzelnen Tropfen Fixierlösung beträufelt. Die sich dann häufig krümmenden Wurmhälften wurden sofort mit Präpariernadeln wieder gerade ausgerichtet. Nach dieser einige Minuten dauernden Vorfixierung konnten die Objekte vollständig in das

BOUIN'sche Gemisch übertragen werden. Nach Auswaschen des Fixiergemisches wurden die Segmentabschnitte in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert (Entwässerungszeiten einschließlich absoluter Alkoholstufe ca. 24 Stunden).

Um eine zu starke Härtung der Objekte zu vermeiden, wurden drei Stufen Methylbenzoat (Benzoessäuremethylester) für insgesamt 24 Stunden zwischengeschaltet, bevor zwei 15 minütige Benzolstufen anschlossen. Danach wurden die Wurmhälften für 30 - 60 Minuten bei 30°C - 40°C in eine gesättigte Lösung Paraffin in Benzol überführt und anschließend durch drei Paraffinstufen (Paraplast mit einem Schmelzpunkt von 56°C - 57°C) bei 58°C bis 60°C für 24 Stunden gebracht.

Die völlig paraffindurchdrungenen Objekte wurden in eiweißglycerinausgeriebenen Glas- bzw. Keramikschälchen eingebettet, zurechtgeschnitten und auf Holzblöckchen aufgeblockt. Serienschritte von je 7 µm Dicke wurden an einem JUNG-Mikrotom geschnitten. Von den fixierten Wurmhälften wurden zuerst je 200 bis 400 Querschnitte angefertigt. Nach Umblocken des Objektes und erneutem Trimmen konnten nochmals 200 bis 400 Frontalschnitte hergestellt werden. Diese Methode erlaubt bei der späteren Auswertung der Schnitte die Rekonstruktion der räumlichen Verhältnisse innerhalb der Segmente.

3.2.1.2. Färbungen

Die mit RUIJTER'scher Lösung (ROMEIS § 540) auf Objektträgern aufgezogenen Serienschritte wurden mit zwei verschiedenen Färbemethoden weiterbehandelt.

Die Bindegewebsfärbung nach GOLDNER (ROMEIS § 1540), die nach drei Xylolstufen (je 10 Minuten) zur Paraffinentfernung, anschließender absteigender Alkoholreihe (je 5 Minuten) und Auswaschen mit Aqua bidest durchgeführt wurde, zeigt als Ergebnis bräunlich-schwarze Kerne, ziegelrotes Cytoplasma, orangegelbe Blutgefäße und grünes

Bindegewebe.

Die Kernechtrot-Anilinblau-Orange-Färbung nach DOMAGK (ROMEIS § 1535), die nach gleicher obiger Vorbehandlung angewandt wurde, brachte andere Färbeergebnisse, bei denen insbesondere die blauen Bindegewebsstrukturen, das rote Chromatin, das rötlich bis orange erscheinende Muskelgewebe und die roten Blutgefäße hervorzuheben sind.

3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Die Auswahl der Tiere erfolgte wie unter Punkt 3.2.1. beschrieben. Zusätzlich wurden noch kleinere Tiere verwendet (37 bis 41 Segmente), bei denen in der gewonnenen Coelomprobe noch keine freien Gametogenesestadien vorhanden waren, vermutlich aber Keimzellballen kurz vor der Ablösung standen.

Nach Immobilisierung der ausgesuchten Tiere wurde diesen ein ca. 20 Segmente großer Hinterabschnitt abgetrennt und fixiert (2.5 %ige Glutaraldehydlösung in 0.2 M Cacodylatpuffer mit 10 g Glucose pro 100 ml Puffer). Die Vorderabschnitte wurden zur späteren Geschlechtsbestimmung weitergehältert. Die Fixierung der Hinterenden dauerte mindestens zwei Tage, um eine vollständige Durchdringung des Fixiermittels zu gewährleisten.

Zur Weiterbehandlung wurden die fixierten Objekte einzeln auf Objektträger gelegt und mit feinen Skalpelln die Parapodienabschnitte entfernt, die die Stützborsten (Aciculae) enthielten. Die Entfernung der Aciculae war notwendig, um eine Beschädigung der Glasmesser beim Schneiden von Semi- und Ultradünnschnitten zu vermeiden. Anschließend wurden die letzten Segmente einschließlich der anhängenden Uriten abgetrennt und das verbleibende Reststück in etwa gleichgroße Stücke (ca. je 5 Segmente) zerteilt.

Die nächsten Arbeitsschritte entsprachen denen unter Punkt 3.1.1.2. bis zur letzten Eponstufe. Für die Blockherstellung wurden Flacheinbettungsformen benutzt, die halbgefüllt zwei Stunden bei 60°C vorpolymerisiert waren. Die einzelnen Segmentabschnitte wurden in den mit Epon aufgefüllten Formen unter dem Binokular so ausgerichtet, daß nach Erhärtung des Kunstharzes am Ultramicrotom Querschnitte angefertigt werden konnten.

3.3. Vergleich zwischen Tieren aus langjähriger Inzucht und F₁-Nachzucht von Wildtieren

3.3.1. Vergleich der Schwärmverteilung zwischen beiden Zuchtlinien

Um ein Profil der Schwärmverteilung aufzeigen zu können, wurden über einen Zeitraum von über drei Monaten das Alter der schwärmenden Tiere protokolliert. Da jede Zuchtbox mit einem Gelegedatum versehen war, ließ sich von jedem reifen Tier das genaue Alter berechnen. Insgesamt wurden ca. 2500 Tiere, getrennt nach Geschlecht und Zuchtlinie, ausgewertet. Mit den gewonnenen Daten lassen sich sowohl die Schwärmverteilungen der Geschlechter innerhalb einer Zucht, als auch zwischen den beiden Zuchtlinien vergleichen.

3.3.2. Vergleich der Spermatogenesestadien

Nach Feststellung der Segmentzahl wurden Coelomproben von Tieren aus beiden Zuchtlinien auf einen Objektträger pipettiert und anhand der Gametogenesestadien das Geschlecht bestimmt. Proben mit Spermatogenesestadien wurden mit einem Deckglas versehen und einzelne Ballen mit einem geeichten Okularmikrometer in Länge und Breite vermessen. Es wurden nur unverletzte Tiere ausgewählt, die keinen Regenerationsansatz hatten. Um bei der Auswertung direkt vergleichen zu können, wurden möglichst Paare von Tieren mit gleicher Segmentzahl aus den beiden Zuchtlinien entnommen.

3.4. Bestimmung der Chromosomenzahl

3.4.1. Untersuchungen an Regenerationsgeweben

Für die Herstellung von Regeneraten wurden Tiere mit 50 bis 60 Segmenten ausgewählt, denen die letzten fünf bis zehn Segmente abgetrennt wurden. Nach drei bis fünf Tagen erfolgte die Amputation des Regenerates und Fixierung des Gewebestückes in 60 %iger Essigsäure für ca. 30 Sekunden. Nach 10 bis 15 Minuten Färbedauer in einem Tropfen Orcein wurde das gefärbte Regenerat in 50 bis 60 %iger Essigsäure mazeriert. Die auf einen Objektträger aufgebraachte Zellsuspension wurde mit einem Deckglas versehen in einer Objektträgerpresse gequetscht. Nach Auflegen des Objektträgers mit dem Deckglas nach unten auf CO₂-Eis und anschließender Vereisung wurde das Deckglas abgesprengt und der Objektträger in eine Küvette mit absolutem Propanol-2 eingebracht. Nach Eindeckeln in Euparal erfolgte die Auswertung mit dem 100er Ölobjektiv im Phasenkontrast.

3.4.2. Untersuchungen an Embryonenfurchungsstadien

In Abwandlung einer Arbeit von SAOTOME (1982) wurden frühe Furchungsstadien von *Platynereis dumerilii* zur Entfernung der Befruchtungsmembran in Ca-Mg-freies Seewasser überführt und anschließend mit Colchizin (0.1 - 2.0 µg pro ml Seewasser) behandelt. Die weiteren Arbeitsschritte entsprechen denen unter Punkt 3.4.1. .

3.4.3. Untersuchungen an Gametogenesestadien

Nach Geschlechts- und Stadienbestimmung der gewonnenen Coelomproben wurden diese direkt in einem Gemisch aus Alkohol und Eisessig fixiert. Der Grad der Orceinfärbung wurde mit dem Binokular verfolgt und durch Quetschen und Vereisen abgestoppt. Die Weiterbehandlung entsprach der unter Punkt 3.4.1. Beschriebenen.

3.5. Abbildungen und Photographien

Die Lebendaufnahmen (d. h. die Aufnahmen von unfixierten Coelomproben) erfolgten mit einem LEITZ Ortholux Mikroskop (mit Interferenzkontrast nach NOMARSKI) mit aufgesetztem Vario Orthomat und zugeschaltetem Mikroelektro-nenblitz. Als Filmmaterial wurden ILFORD HP5 Kleinbild-filme benutzt.

Die Aufnahmen von Dauerpräparaten wurden ebenfalls mit dem oben genannten Gerät gemacht. Als Filmmaterial kamen ILFORD PAN F 18 und AGFA PAN 25 Kleinbildfilme zum Ein-satz.

Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen stammen von den in den Elektronenmikroskopen eingebauten Kameras mit AGFA-GEVAERT SCIENTIA Film und AGFA ORTHO 25 professio-nal als Filmmaterial.

Die Abbildungen im Bildteil sind Reprographien der in Tafeln zusammengestellten und vollständig beschrifteten Originalabzüge.

Alle Graphiken und Zeichnungen wurden im Original mit ROTRING ISOGRAPHEN der Stärken 0.18; 0.35 und 0.50 ange-fertigt.

4. AUSWERTUNG

Arbeitsgrundlage für die detaillierte Untersuchung der Spermatogenese bei *Platynereis dumerilii* waren die Diplomarbeit von BOES (1986) und die Staatsexamensarbeit von HANSKE (1986), in denen eine Neugliederung der einzelnen Spermatogenesestadien vorgenommen wurde. Die Einzelphasen, die überwiegend lichtmikroskopisch untersucht worden waren, werden in der vorliegenden Arbeit ultrastrukturell aufgezeigt.

Zusätzlich wurde die von BOES (1986) und HANSKE (1986) erstellte Zeittafel der Stadien ergänzt und verbessert. Das teilweise überlappende Vorkommen zweier Spermatogenesestadien in einer Coelomprobe führte dazu, lichtmikroskopisch den Beginn eines Stadiums mit Auftreten von ca. 50 % der Geschlechtsprodukte der jeweiligen Phase in einer Probe festzulegen. Durch die elektronenmikroskopischen Untersuchungen konnte der Verlauf innerhalb der lichtmikroskopisch festgelegten Phasen aufgezeigt werden.

Nach der unter Punkt 3.1.1.1. beschriebenen Methode wurden im gesamten Untersuchungszeitraum Coelomproben von ca. 1000 Tieren entnommen. Um die Entwicklung einzelner Versuchstiere verfolgen zu können, wurden sie einzeln, unter sonst gleichen Bedingungen wie in den Zuchtboxen, in 125 ml Plastikschälchen gehalten. Die mehrmalige Probenentnahme im Laufe der Individualentwicklung eines Tieres hatte keinen sichtbaren Einfluß im Vergleich zu Tieren ohne bzw. einmaliger Probenentnahme.

Neben der genauen Protokollierung der vorher definierten Stadien wurden zusätzlich Alter, Segmentzahl und Metamorphosekennzeichen festgehalten. Ergänzend zu den Meßergebnissen der Zellballengrößen der einzelnen Stadien in früheren Arbeiten (BOES, 1986; HANSKE, 1986) wurden von 1340 Zellballen der verschiedenen Phasen Länge und Breite mit einem geeichten Okularmikrometer ermittelt.

5. ERGEBNISSE

5.1. Gonienherkunft

Sehr oft läßt sich die Herkunft der Polychaetengonaden vom ventralen septalen Peritoneum ableiten, wo sie sich metamer über eine begrenzte oder unbegrenzte Segmentzahl hinziehen (SAWADA, 1984). In der Familie der Nereiden dagegen gibt es keine eindeutig definierten Gonaden und so werden in der Literatur oft nur Vermutungen über den Herkunftsort der frei in der Coelomflüssigkeit vorhandenen, in vielzelligen Aggregaten auftretenden Gonien geäußert. Bisherige Untersuchungen an dem Nereiden *Platynereis dumerilii* (FISCHER, 1974, 1975; SCHIEDGES, 1981; HOFMANN et al., 1986; BOES, 1986; HANSKE, 1986; PFANNENSTIEL et al., 1987) brachten in der Frage der Gonienherkunft keine eindeutige Antwort. So blieb lediglich die von HAUENSCHILD und FISCHER (1969) aufgestellte Vermutung bestehen, die jungen Keimzellen hätten ihre Sprossungszone im Coelothelbereich der dorsolateralen Schlingen des Dorsoparapodialgefäßes.

5.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen an Parapodien-segmenten

Nach HAUENSCHILD und FISCHER (1969) sind erste Anzeichen einer Sexualentwicklung, d. h. frei im Coelom schwimmende Zellverbände aus Gonien, die ihrem Kernstatus nach zuerst als Spermatogonienballen bezeichnet werden können, bei *Platynereis dumerilii* mit mindestens 50 Segmenten, nach DROSSARD (1976) und SCHIEDGES (1981) mit 55 bis 60 Segmenten festzustellen. Die Untersuchungsergebnisse von BOES (1986) und HANSKE (1986) gelangten zu einer Mindestsegmentzahl von 40.

Diese Befunde führten zu folgenden Fragen:

wo stammen die Spermatogonien- bzw. Oogonienballen her?

Werden sie als Einzelzellen oder Zellpaare abgegeben und

proliferieren dann zu Ballen?

Ist bereits das früheste auffindbare Stadium mehrzellig?

Die Untersuchungen zeigten, daß sich geschlechtlich differenzierende Tiere rasch mit Keimzellen füllen. In histologischen Präparaten lassen sich darum mögliche Proliferationsorte nicht zweifelsfrei nachweisen. Überdies ist es denkbar, daß die Proliferation von Geschlechtszellen nur über einen begrenzten Zeitabschnitt erfolgt. Darum wurden Versuchstiere ausgewählt, die im Coelom erst wenige freischwimmende Gametogenesestadien besaßen und mutmaßlich intensive Proliferation an den Keimzellbildungsbereichen zeigten, die sich über den Strukturvergleich mit freischwimmenden Ballen als solche identifizieren ließen.

Es wurden acht Tiere mit der unter Punkt 3.2.1.1. und 3.2.1.2. beschriebenen Methode fixiert, eingebettet, geschnitten und gefärbt. Von den fertigen Paraffinblöcken wurden insgesamt ca. 3500 Schnitte mit einer Dicke von 7 µm angefertigt. Durch die Coelomproben aus den anschließend über drei bis sechs Wochen gehälterten Vorderenden konnten fünf der acht Individuen als Männchen identifiziert werden. Die Auswertung der Serienschnitte erbrachte zwischen männlichen und weiblichen Tieren keine Unterschiede bezüglich des Ablösungsortes der Gonienballen. Die von HAUENSCHILD und FISCHER (1969) aufgestellte Vermutung über den Herkunftsort der jungen Keimzellen läßt sich bestätigen. Die Serienquerschnitte zeigten in jedem angeschnittenen Segment Spermatogonienballen, die im Bereich der Schlingen des Dorsoparapodialgefäßes kurz vor der Ablösung ins Coelom standen (Tafel 1, Abb. 1 - 4). Diese Ballen stimmen licht- und elektronenmikroskopisch mit den jungen frei im Coelom schwimmenden Keimzellverbänden überein.

Obwohl bei *Platynereis dumerilii* Gonaden fehlen, finden sich in jedem Körpersegment zwei begrenzte Gonienablösungsbereiche.

Auf vielen Frontalschnitten findet man die sich ablösen- den Spermatogonienballen in unmittelbarer Nähe der Dissepimente (Tafel 2, Abb. 1 und 2). Diese bilden aber aufgrund ihrer Unvollständigkeit für die Keimzellen keine Barriere.

Bei größeren Tieren finden sich nur größere Spermatogonienballen, die im Moment der Fixierung frei in der Coelomflüssigkeit schwammen und daher an verschiedenen Stellen angetroffen werden (Tafel 2, Abb. 4).

Über die Verteilung der Gonienablösungsbereiche läßt sich in den cranialgelegenen Segmenten keine genaue Aussage machen, da für die spätere Geschlechtsbestimmung der Tiere eine Mindestzahl von 15 Segmenten gehalten wurde. Caudalwärts fanden sich in jedem Segment, mit Ausnahme der letzten, noch nicht ausdifferenzierten Segmente nahe der Sprossungszone, noch nicht abgelöste Gonienballen. Die durchschnittliche Länge der kurz vor der Ablösung stehenden Keimzellballen beträgt 25 μm , die durchschnittliche Breite 18 μm .

5.1.2. Elektronenmikroskopische Befunde zur Gonienherkunft

Nach Klärung des Ablösungsortes der jungen Keimzellballen wurde die Frage des Entstehungsortes untersucht. Um möglichst kleine Gonienballen zu finden, wurden Tiere noch geringerer Segmentzahl ausgewählt (37 bis 41 Segmente). In den Coelomproben dieser Tiere waren noch keine Keimzellen vorhanden, die Tiergröße ließ aber vermuten, daß die Proliferation an den Entstehungsorten begonnen hatte. Bei der Untersuchung der Ultradünnschnitte erwies sich diese Vermutung als richtig, in zwei Schnitten wurden die Bildungsorte gefunden (Tafel 3; Tafel 11, Abb. 1 und 2). Beide Tiere hatten zum Zeitpunkt ihrer Fixierung 37 Segmente.

Die Bildungszentren der Keimzellballen liegen dorsolateral beiderseits des Dorsoparapodialgefäßes eines

jeden Segments. In der Übersicht (Tafel 3), die einen dorsalen Ausschnitt eines Querschnittes einer Körperhälfte darstellt, läßt sich der angeschnittene Spermatogonienballen leicht identifizieren. Charakteristisch ist die periphere Lage der Zellkerne, die man auch in kleinen abgelösten Ballen findet (Tafel 11, Abb. 3) und die bei höherer Vergrößerung erkennbaren Kernanschnitte mit deutlichen Kernporen (Tafel 16, Abb. 4).

Die Vergrößerung des angeschnittenen Ballens (Tafel 4) zeigt die genaue Lage der Keimzellen. Sie sind eingebettet zwischen Integument (bestehend aus Cuticula, Epidermis und Basalmembran der Epidermis) und quergeschnittener Muskulatur. Da das Integument entweder direkt von Muskulatur oder von Coelothel unterlagert ist (HAUENSCHILD und FISCHER, 1969), kann die Umwandlung von Coelothelzellen zu Keimzellen nicht ausgeschlossen werden. Auch auf dem zweiten Schnitt (Tafel 11, Abb. 1) ist die Einlagerung des angeschnittenen Ballens zwischen Integument und Muskulatur deutlich.

Die Anzahl der Gonienzellen in einem Ballen zum Zeitpunkt seiner Ablösung wird bei PFANNENSTIEL et al. (1987) mit ca. 60 Zellen angegeben. Die Auszählung der Zellkerne vieler Serienquerschnitte und Volumenberechnungen der jungen Spermatogonienballen führten in dieser Arbeit zu einem ähnlichen Ergebnis.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich sowohl die Spermatogonien- als auch die Oogonienballen in räumlich begrenzten Abschnitten dorsolateraler Bereiche eines jeden Parapodiensegments entwickeln. Die Bildung und Ablösung der Ballen sind auf einen bestimmten Zeitraum begrenzt, da Serienquerschnitte an einem Männchen mit 52 Segmenten nur abgelöste Spermatogonienballen zeigte.

Die Vielzahl der zu einem späteren Entwicklungsstadium vorhandenen Spermatogonienballen I deutet darauf hin, daß pro Gonienbildungsort mehrere Keimzellballen gebildet werden (Tafel 2, Abb. 3).

5.2. Weiterer Verlauf der Spermatogenese

Die in den Arbeiten von BOES (1986) und HANSKE (1986) erhobenen Befunde zum Verlauf der Spermatogenese konnten durch zusätzlich ca. 1000 im Durchlichtmikroskop bzw. Interferenzkontrast (nach NOMARSKI) untersuchten Coelomproben bestätigt, ergänzt und erweitert werden. In der Normogenese von *Platynereis dumerilii* treten sechs Spermatogenesestadien auf:

Spermatogonienballen I	(SGB I)
Spermatogonienballen II	(SGB II)
Spermatocytenballen	(SCB)
Spermatocyte	(SC)
Tetrade	(T)
Spermium	(S)

Die tabellarische Übersicht mit dem Zeitverlauf der einzelnen Phasen befindet sich auf Seite 36.

5.2.1. Spermatogonienballen I

Nach der unter Punkt 5.1. beschriebenen Herkunft und Ablösung der jungen Gonienballen bildet dieses Stadium die früheste Phase der nun frei in der Coelomflüssigkeit schwimmenden Keimzellballen. Eine Unterscheidung zwischen Oogonien- und Spermatogonienballen ist zum Zeitpunkt der Ablösung noch nicht möglich, läßt sich aber durch das rasche Wachstum der Oogonien nach kurzer Zeit durchführen. Die durchschnittliche Größe eines als Spermatogonienballen I identifizierten Stadiums ist 35 µm Länge und 25 µm Breite.

Elektronenmikroskopisch setzen sich diese kleinen Ballen aus wenigen, rosettenförmig angeordneten Zellen zusammen, deren Kerne bevorzugt in der Peripherie zu finden sind (Tafel 11, Abb. 3). Diese Zellanordnung findet sich schon an den Bildungszentren der Ballen (Tafel 3). Die Zellen bilden in dieser Phase kurze Plasmaausläufer, durch die eine gewisse Verzahnung untereinander erreicht

wird. Zusätzlich sorgen Desmosomen (Tafel 11, Abb. 4) für weiteren Zusammenhalt des jungen Ballens. Zellbrücken (Tafel 11, Abb. 3) deuten darauf hin, daß sich der junge Spermatogonienballen I durch unvollständige Zellteilungen aus ursprünglich einer Gonienzelle gebildet hat. Die großen polymorphen Kerne besitzen heterogen verteiltes Chromatin. Nucleoli sind in dieser Frühphase nicht zu beobachten. Im Cytoplasma fallen die länglichen, z. T. hantelförmigen Mitochondrien auf. Neben cytoplasmatischen Ribosomen und wenig rauhem endoplasmatischem Reticulum finden sich Ansammlungen von elektrodichten Grana, die als Spindelfaserreste in Verbindung mit paarigen Centriolen auf die Proliferationstätigkeit der jungen Spermatogonien hinweisen (Tafel 11, Abb. 4).

Oft sind die kleinen Ballen zwischen somatischen Coelomocyten (siehe Punkt 5.4.) eingebettet und bilden dann über einen begrenzten Zeitraum komplexe Aggregate aus Keimzellen und somatischen Zellen.

Lichtmikroskopisch läßt sich erkennen, daß die kleinen abgelösten Ballen aus dicht zusammenliegenden Untereinheiten bestehen (Tafel 5, Abb. 1). Mit fortschreitender Proliferation nimmt der Ballen an Größe zu, wobei die Zahl der Untereinheiten steigt und die Spalträume zwischen diesen immer deutlicher hervortreten (Tafel 5, Abb. 2 bis 6).

In Semidünnschnitten wird die Art der Proliferation ersichtlich (Tafel 9, Abb. 1 bis 4): Die einzelnen Untereinheiten bilden abgeschlossene Zellgruppen, in denen Mitosen ablaufen. Dabei befindet sich nie der gesamte Ballen in einer Mitosephase, sondern immer nur einzelne Untereinheiten.

Elektronenmikroskopisch lassen sich die lichtmikroskopisch gemachten Beobachtungen ergänzen (Tafel 10; Tafel 12). Die einzelnen Untereinheiten bilden abgeschlossene Zellgruppen, deren Zellen untereinander durch klassische Zellbrücken in Verbindung stehen (Tafel 10; Tafel 12,

Abb. 1 und 2). Der Zusammenhalt des gesamten Ballens wird neben den erwähnten Cytoplasmaausläufern der Gonienzellen und Haftstrukturen wie Desmosomen durch die Ausläufer einer somatischen Zelle gewährleistet, die sowohl zwischen die Untereinheiten dringen, als auch den gesamten Ballen umhüllen (Tafel 10; Tafel 12, Abb. 2 und 3). Die Entwicklung und Struktur dieser Zelle wird auch unter Punkt 5.4. nochmals berücksichtigt.

Kennzeichen dieser Hüllzelle ist der sehr große Zellkern mit wenig, granulär verteiltem Chromatin. Bei der Bildung der komplexen Aggregate aus Keimzellballen und somatischen Zellen lagert sich die Hüllzelle an einen oder mehrere Ballen an und bildet Cytoplasmaausläufer aus (Tafel 11, Abb. 3 und 5). Während der Proliferation der Spermatogonienballen kommt es zum Umwachsen bzw. Eindringen der Hüllzelle. In großen Spermatogonienballen I befindet sich die Hüllzelle schließlich im Balleninneren und trägt mit ihren Ausläufern zum Zusammenhalt des Ballens bei (Tafel 29). Zu diesem Zeitpunkt ist der Kern der Hüllzelle durch einen deutlichen Nucleolus gekennzeichnet, das Cytoplasma dagegen zeigt erste Degenerationserscheinungen.

Im Proliferationsverlauf der Spermatogonienballen I treten weitere cytologische Veränderungen auf: In den weiterhin polymorphen Zellkernen erscheinen ein oder mehrere Nucleoli (Tafel 10; Tafel 12, Abb. 1). Die stärker hervortretenden Golgi-Apparate beginnen, kleine elektrodichte Vesikel abzuschnüren. Innerhalb der Ballen werden Vesikel erkennbar, deren vermutlich lipidhaltiger Inhalt bei der Präparation herausgelöst wurde (Tafel 10). Die Spalträume zwischen den einzelnen Untereinheiten werden größer und die dazwischenliegenden Cytoplasmaausläufer erweitern sich stellenweise zu größeren kernlosen Cytoplasmabereichen mit Organellen wie Mitochondrien und endoplasmatischem Reticulum (Tafel 29, abb. 3 und 4).

Die Spermatogonienballen I haben die Gestalt dreiachsi-

ger Ellipsoide. Sie erreichen maximal eine Länge von 160 μm und eine Breite von 120 μm . Die Mittelwerte liegen bei 114 μm Länge und 85 μm Breite. Innerhalb einer Coelomprobe schwanken die Ballengrößen erheblich. Die Dauer des ersten Spermatogonienballenstadiums ist sehr variabel, sie kann von einem Monat bis über ein Jahr reichen (siehe Zeittafel). Die Größenverteilung und die Anzahl der Ballen sind durch den Zeitfaktor aber nicht betroffen.

Gegen Ende dieser ersten Phase grenzen sich die Untereinheiten immer deutlicher gegeneinander ab und die Ballen beginnen zu zerfallen (Tafel 6, Abb. 1).

5.2.2. Spermatogonienballen II

Der Zerfall der Spermatogonienballen I kann auf zwei Arten erfolgen: entweder durch Ablösen von Teilaggregaten (Tafel 6, Abb. 2), die in einem weiteren Schritt in die einzelnen Untereinheiten zerfallen, oder durch direkte Ablösung einzelner Untereinheiten (Tafel 6, Abb. 3 und 4). Die Auflösungsphase der Spermatogonienballen I kann bis zu sieben Tagen dauern.

Die kleinste frei in der Coelomflüssigkeit schwimmende Untereinheit eines Spermatogonienballens I ist das Anfangsstadium eines Spermatogonienballens II. Während die Spermatogonienballen I die erste goniale Vermehrungsphase darstellen, wird mit diesem nächsten Stadium die zweite goniale Phase durchlaufen. Da jeder Spermatogonienballen I durch seinen Zerfall eine Vielzahl kleiner Ballen freisetzt, erhöht sich die Gesamtzahl der Ballen in dieser zweiten Phase drastisch.

Spermatogonienballen II besitzen die Form dreiachsiger Ellipsoide. Der kleinste gefundene Ballen hatte eine Länge von 10.7 μm und eine Breite von 7.2 μm . Die jungen Spermatogonienballen II zeigen in ihrem ultrastrukturellen Erscheinungsbild ähnliche Merkmale wie die Spermatogonienballen I (Tafel 13, Abb. 1).

Die aus wenig Zellen bestehenden Ballen haben anfänglich polymorphe Zellkerne mit teilweise deutlich ausgeprägten Nucleolen. Das kondensierte Chromatin ist unregelmäßig über den Kern verteilt. Im Cytoplasma finden sich gut entwickelte Golgi-Apparate, die elektronendichte Vesikel abschnüren (Tafel 13, Abb. 3). Weitere Vesikel, die an Größe zugenommen haben, sind im Cytoplasma verteilt. Die Form und Anzahl der Mitochondrien ist ähnlich wie die im Spermatogonienballen I. Durch Zellbrücken, die Ansammlungen von Spindelfaserresten umschließen, wird eine Zellkommunikation gewährleistet (Tafel 13, Abb. 2). Centriolenpaare deuten auf die Proliferationstätigkeit dieser Ballen hin.

Durch Desmosomen wird der Zusammenhalt der Zellen in einem Ballen gewährleistet (Tafel 13, Abb. 3). Daneben wird durch kurze Cytoplasmaausläufer der Gonienzellen eine gewisse Verzahnung erreicht.

Nach Durchlaufen einer Proliferationsphase können die Spermatogonienballen II eine Länge von 100 μm und eine Breite von 80 μm erreichen (Tafel 6, Abb. 6). Im Semidünnschnitt erkennt man, daß sich nur ein Teil der Ballenzellen in einer Mitosephase befinden. In keinem ausgewerteten Schnitt sind alle Zellen im gleichen Teilungsstadium. Die Mitosezellen finden sich auch nicht vereinzelt über den Ballen verteilt, sondern immer als untereinander in Kontakt stehende Gruppe (Tafel 9, Abb. 4 bis 6). Es ist daher anzunehmen, daß eine Mitosewelle, ausgehend von einer Zelle oder Zellgruppe, alle anderen Zellen nach und nach erfaßt.

Während die Phase der Spermatogonienballen I eine sehr große zeitliche Variabilität aufweist, läßt sich die Spermatogonienballen II-Phase wesentlich enger eingrenzen. Dieses Stadium dauert im Durchschnitt 24 Tage, mit 21 Tagen als Minimalwert und 35 Tagen als Maximalwert. In dieser Zeit verändern sich die Ballen nicht nur äußerlich durch Größenzunahme, auch ultrastrukturell treten charakteristische Veränderungen auf. Die vorher

polymorphen Zellkerne nehmen eine runde bis ovale Form an. Das Chromatin, immer noch unregelmäßig verteilt, erscheint noch stärker kondensiert. Nucleolen sind in der späten Phase der Spermatogonienballen II nicht mehr sichtbar (Tafel 14, Abb. 1 und 2). Die Anzahl der elektronendichten Vesikel ("dense bodies") hat zugenommen (Tafel 14, Abb. 3 und 4). Sie spielen als proakrosomale Vesikel später bei der Akrosombildung während der Spermiostogenese eine bedeutende Rolle.

Wie im Spermatogonienballen I finden sich lipidhaltige Vesikel (Tafel 14, Abb. 1). Im NOMARSKI-Kontrast erscheinen beide Spermatogenesestadien mit glatten Ballenoberflächen. Ein wesentlicher Unterschied zur ersten Phase ist das Fehlen der Hüllzelle mit ihren Cytoplasmaausläufern. Das Auftreten von gegeneinander abgegrenzten Untereinheiten aus Gonienzellen, charakteristisch für die Spermatogonienballen I, ist ebenfalls nicht zu beobachten.

5.2.3. Spermatocytenballen

Im Anschluß an die spermatogonialen Teilungen wird die Umwandlung der Spermatogonienballen II in die Spermatocytenballen vollzogen, ohne daß ein Zerfall in Untereinheiten oder Einzelzellen erfolgt. Der Eintritt der Spermatogonienballen II in die meiotische Prophase, also ihre Umwandlung zu Spermatocyten I. Ordnung, kann ultrastrukturell durch den Nachweis synaptonemaler Komplexe belegt werden (Tafel 15). Lichtmikroskopisch ist dieser Übergang durch Oberflächenstrukturveränderung der einzelnen Ballen erkennbar (Tafel 7).

Der Zeitraum der Übergangsphase erstreckt sich etwa über drei Tage. In dieser Zeit finden die Zellformveränderungen der Spermatogonienballen II statt, die nicht alle Zellen eines Ballens gleichzeitig erfassen, sondern ausgehend von einem Initiationsbereich sich wellenförmig über den gesamten Ballen ausdehnen (Tafel 7, Abb. 1).

Hat die reliefartige Oberflächenstrukturierung den gesamten Ballen erfaßt, kann man, in Korrelation mit den ultrastrukturellen Befunden, von einem Spermatocytenballen sprechen. Eine Größenzunahme gegenüber den Spermatogonienballen II ist nicht festzustellen, es treten ähnliche Größenschwankungen wie im vorherigen Stadium auf. Die Zellen eines entstandenen Spermatocytenballens befinden sich in der gleichen Phase (Zygotän/Pachytän) der Prophase I. Das Chromatin ist anfänglich sehr schwach kondensiert und diffus über den ganzen Zellkern verteilt. Zu einem etwas späteren Zeitpunkt liegen die synaptonemalen Komplexe in Kernen mit stärker kondensiertem Chromatin.

Das lichtmikroskopische Erscheinungsbild ist durch die gleichzeitige Formveränderung der einzelnen Zellen eines Ballens von einer polymorphen kantigen Gestalt zu einer runden bis ovalen Form zu erklären.

Ultrastrukturell auffällig sind die Ansammlungen von proakrosomalen Vesikeln in bestimmten Cytoplasmabereichen. Ihre Größe hat seit ihrer Abschnürung von den Golgi-Apparaten der proliferierenden Spermatogonienballen II kontinuierlich zugenommen und erreicht jetzt einen Durchmesser bis zu 500 nm. Gegen Ende der Spermatocytenballen-Phase verändert sich auch teilweise die Form dieser proakrosomalen Vesikel. Durch Fusion kleinerer "dense bodies" entstehen aus den ursprünglich runden Vesikeln ovale bis flaschenförmige Formen (Tafel 18, Abb. 2).

Im Cytoplasma findet man weiterhin die auch schon für die anderen Phasen beschriebenen Zellbrücken mit den eingeschlossenen Spindelfaserresten. Neben deutlich ausgeprägten Golgi-Apparaten sind endoplasmatisches Reticulum und cytoplasmatische Ribosomen vorhanden. Die Mitochondrien sind in ihrer Anzahl nicht vermindert worden. Sie erscheinen je nach Anschnitt rund, oval oder hantelförmig. Vereinzelt findet man ein Centriolenpaar pro Zelle. Wie in den vorherigen Stadien treten auch in den

Spermatocytenballen lipidhaltige Körper auf, die im Cytoplasma der Zellen eingeschlossen sind (Tafel 15, Abb. 1 und 2). Bei diesen Vesikeln könnte es sich um dieselben Körper handeln, die lichtmikroskopisch sichtbar auf der Oberfläche der strukturierten Ballen sitzen (Tafel 7, Abb. 1).

Desmosomen finden sich zum Zeitpunkt des Auftretens der synaptonemalen Komplexe in ähnlicher Verteilung wie in den Spermatogonienballen II. Ihre Anzahl nimmt erst bei beginnender Ballenauflösung erheblich ab. Die in den Spermatogonienballen II beschriebenen kurzen Cytoplasmaausläufer der Gonienzellen sind anfänglich in gleicher Ausprägung vorhanden, verkürzen und verdicken sich aber im Verlauf der Spermatocytenballen-Phase (Tafel 18, Abb. 1). Folge der Abnahme der Haftstrukturen und Verkürzung der cytoplasmatischen Ausläufer ist eine Auflockerung des gesamten Ballens.

In allen bisher beschriebenen Spermatogenesestadien treten innerhalb der Ballen begrenzte Cytoplasmabereiche mit homogen aussehenden elektronendichten Flächen auf. Unterbrochen werden diese Flächen von Porenansammlungen mit einem Durchmesser von 80 bis 100 nm (Tafel 16, Abb. 1 bis 4). Bei diesen Strukturen handelt es sich um periphere Kernanschnitte mit zugehörigen quergeschnittenen Kernporen. Solche Anschnitte treten sowohl in den sich bildenden Spermatogonienballen I auf, als auch in den Spermatocytenballen.

Die Durchschnittsdauer des Spermatocytenballenstadiums beträgt elf Tage, mit einem Mindestwert von sieben und einem Höchstwert von 13 Tagen. Gegen Ende dieser Phase kommt es durch die beschriebenen Veränderungen zu einer Auflockerung der Ballen und schließlich zu deren Zerfall in Spermatocyten, der an der Ballenperipherie einsetzt (Tafel 7, Abb. 3 und 4).

Während sich der Hauptteil der Spermatocyten bei der Ablösung noch in der Prophase der ersten meiotischen Reifeteilung befindet, wurde gelegentlich die Ablösung von

Spermatocyten in Meta-, Ana- oder Telophase beobachtet, in seltenen Fällen sogar von Paaren Spermatocyten II. Ordnung, nie jedoch von Tetraden (Tafel 17, Abb. 2 und 3).

Die eigentliche Auflösungsphase der Spermatocytenballen dauert 24 bis 48 Stunden.

5.2.4. Spermatocyten

Die Hauptmasse der von den Spermatocytenballen abgelösten Spermatocyten mit einem mittleren Durchmesser von 6.7 μm befindet sich im letzten Abschnitt (Diplotän, Diakinese) der Prophase I. Die weiteren Reifeteilungsschritte, aus denen schließlich Paare von Spermatocyten II. Ordnung hervorgehen, lassen sich licht- und elektro-nenoptisch verfolgen (Tafel 8, Abb. 1 bis 7; Tafel 19; Tafel 20; Tafel 21, Abb. 1 bis 7).

Die erste Reifeteilung dauert, nach Einsetzen der Chromosomenwanderung zur Metaphaseplattenbildung, im Durchschnitt nur 20 Minuten. Dabei werden die kurz nach der Ablösung noch peripher gelegenen und über die ganze Spermatocyte verteilten proakrosomalen Vesikel bis zum Abschluß der Anaphase so umorientiert, daß sie bei der anschließenden Zellteilung auf die neu gebildeten Tochterzellen verteilt werden können (Tafel 20, Abb. 4; Tafel 21, Abb. 6).

Elektronenmikroskopisch läßt sich im Verlauf der Pro-, Meta- und Anaphase das Auftreten eines Centriolenpaares verfolgen. Ausgehend von einer senkrecht aufeinanderstehenden Stellung (Tafel 19, Abb. 1) trennen sich die Centriolen und wandern zu den Spindelpolen, wo sie wieder je ein senkrecht aufeinanderstehendes Centriolenpaar bilden. Auf den Schnittbildern ist daher meist nur jeweils ein Centriol angeschnitten (Tafel 20, Abb. 2). Ebenso lassen sich von den Centriolen ausgehende Spindelfasern ausmachen, die beim Auseinanderweichen der Chromosomen in der beginnenden Anaphase als Zug- und

Gleitschienen fungieren (Tafel 20, Abb. 1).

Die verbleibende Cytoplasmabrücke zwischen den neu entstandenen Spermatocyten II. Ordnung sorgt für den Zusammenhalt der Zellpaare und trägt zum synchronen Ablauf der zweiten Reifeteilung bei.

Die zweite Reifeteilung, die zur Bildung der Spermatidentetrate führt, dauert durchschnittlich auch nur 20 Minuten. Beide Reifeteilungen sind mehrfach im Interferenzkontrast (nach NOMARSKI) beobachtet und protokolliert worden (Tafel 8, Abb. 1 bis 15). Der genaue zeitliche Abstand zwischen erster und zweiter Reifeteilung ließ sich aber nicht exakt bestimmen, da Einzelbeobachtungen an den Spermatocyten nur über einen begrenzten Zeitraum möglich sind, ohne versuchsbedingte Artefakte hervorzurufen.

Zwischen dem Ende der Spermatocytenballen-Phase und dem Stadium, in dem überwiegend Tetraden vorhanden sind, liegen maximal 48 Stunden. Auch Einzelphasen der zweiten Reifeteilung lassen sich licht- und elektronenmikroskopisch darstellen (Tafel 8, Abb. 8 bis 15; Tafel 21, Abb. 8 bis 12).

5.2.5. Tetrade

Ergebnis der beiden meiotischen Teilungen sind nicht vier einzelne Spermatiden, sondern infolge der unvollständigen Zellteilungen durch Zellbrücken verbundene Spermatidentetraden.

Die Tetrade enthält neben einer Anzahl von Mitochondrien in ihrer Frühphase noch die proakrosomalen Vesikel, die bei der zweiten Zellteilung analog zur ersten Zellteilung auf die gebildeten Zellen verteilt werden. Durch den tetraedrischen Aufbau der Tetrade (die vier Spermatiden nehmen durch Besetzen der Tetradenecken eine dichte Kugelpackung ein) sind auf den meisten ultrastrukturellen Bildern nur drei der vier Tetradenzellen sichtbar (Tafel 21, Abb. 10 bis 12).

Im weiteren Entwicklungsverlauf entsteht durch Verschmelzen der proakrosomalen Vesikel das Akrosom. Direkt nach der Verschmelzung stellt es sich als flache Scheibe dar (Tafel 21, Abb. 12). Im späteren Spermiogeneseverlauf bildet es eine spitze, schon im Lichtmikroskop deutlich sichtbare Vorwölbung aus (Tafel 8, Abb. 14; Tafel 22, Abb. 1). Neben der Akrosomausbildung ist die verstärkte Kondensation des Kernmaterials zu beobachten. Vom posterioren Ende der Spermatide wächst eine Geißel aus, die die beobachtete Beweglichkeit der Tetrade in der Coelomflüssigkeit ermöglicht (Tafel 8, Abb. 12 bis 14).

Auch die weiteren Differenzierungsprozesse, die in der Ausbildung reifer Spermien enden, finden im Tetradenverband statt. Unterhalb der dem Kern zugewandten akrosomalen Membran entsteht eine schmale elektronendichte Region, aus der der Achsenfaden seinen Ursprung hat (Tafel 22, Abb. 9). Dieser Achsenfaden verläuft von der Akrosomenspitze geradlinig zum posterioren Ende des Kerns. Er durchquert ihn aber nicht vollständig und steht deshalb auch nicht mit dem basalen Teil der Spermiengeißel in Verbindung.

Das Kernmaterial erscheint nicht homogen, sondern ist besonders unterhalb des Akrosoms und um den Achsenfaden herum von elektronentransparenten Bereichen unterbrochen. An der posterioren Seite des Spermienkopfes kann man beide Centriole erkennen (Tafel 22, Abb. 9 und 10). Das distale Centriol bildet dabei den Ausgangspunkt der Geißel, die im Querschnitt in ihrem basalen Teil eine "Wagenradstruktur" aufweist (Tafel 22, Abb. 6). Nur im proximalen Abschnitt ist die Flagelle flächig verbreitert (Tafel 22, Abb. 5 und 8). Diese Strukturen könnten als "undulierende Membranen" beim Schwimmvorgang der reifen Spermien Bedeutung haben. Im reifen Spermium finden sich vier Mitochondrien auf der posterioren Seite des Spermienkopfes, die durch Vereinigung mehrerer Mitochondrien entstanden sind (Tafel 22, Abb. 4).

5.2.6. Spermium

Wie unter Punkt 5.2.5. gezeigt, verlaufen die Differenzierungsprozesse der Spermioghistogenese im Verband der Tetraden. Einen Tag vor dem eigentlichen Schwärmtermin des reifen Männchens zerfallen die Spermientetraden in die einzelnen Spermien. Diese Phase ist das einzige Entwicklungsstadium in der Spermatogenese von *Platynereis dumerilii*, bei dem die Gameten einen vollkommen synchronen Entwicklungsstand erreicht haben, ohne daß andere Stadien überlappend auftreten. Beim Schwärmvorgang werden die reifen Spermien schließlich durch die Papillen des Pygidiums in das Seewasser entlassen (HOFMANN, 1964).

Zeittafel

Juvenile Phase ---

Ein bis mehrere Monate

SGB I ---

Ein bis mehrere Monate

SGB II ---

24 Tage*

SCB ---

10 Tage*

SC ---

1-2 Tage (1.+2. RT. je ca 20 Min.)

* Durchschnittswerte

Die Überlappung der Stadien ist nicht maßstabgerecht.

SGB I : Spermatogonienballen I
 SGB II : Spermatogonienballen II
 SCB : Spermatozytenballen
 SC : Spermatozyten
 T/S : Tetraden/Spermion

1. + 2. RT : 1. und 2. Reifeteilung

T/S → Schwärmen
 4 Tage*

Abb. 1: Zeitverlauf der einzelnen Spermatogenesestadien

5.3. Vergleich zweier Zuchtstämme

Das Ausgangsmaterial für die Untersuchungen dieser Arbeit stammte aus einer jahrelang ingezüchteten Laborzucht. Um zu überprüfen, ob die Normalentwicklung und der Spermatogeneseverlauf mit denen von Wildtieren übereinstimmt, wurden Vergleichsuntersuchungen mit einer separat gehaltenen F_1 -Nachzucht von Wildtieren durchgeführt.

5.3.1. Vergleich der Schwärmverteilung beider Zuchtlinien

Die Abbildungen 2 und 3 zeigen die Schwärmverteilung von Männchen und Weibchen der Laborzucht aufgetragen gegen die Zeit. Es wurden innerhalb von zehn Wochen 1398 schwärmende Tiere registriert, von denen 635 Männchen und 763 Weibchen waren. Dabei muß die ständig versuchsbedingte Verminderung der Männchenpopulation durch Entnahme beim quantitativen Vergleich berücksichtigt werden.

Die Schwärmverteilungen sind für beide Geschlechter sehr ähnlich. Die meisten Tiere wurden zwischen 120 und 240 Tage alt, berechnet nach dem Jahreskalender. Danach nimmt die Anzahl der reifen Tiere aber nicht kontinuierlich ab, sondern steigt nochmals an mit Tieren, die zwischen 270 und 300 Tage alt geworden sind. Auch dieser zweite Anstieg ist in beiden Geschlechtern zu beobachten.

Der Beobachtungszeitraum, in dem die schwärmenden Tiere der F_1 -Nachzucht der Wildtiere protokolliert wurden, erstreckte sich über 12.5 Wochen. In diesem Zeitraum wurden 1049 Tiere, 498 Männchen und 551 Weibchen, reif (Abb. 4 und 5). Aus dieser Zuchtlinie wurden keine Männchen für Versuchszwecke entfernt. Das Alter der meisten reifen Tiere lag zwischen 150 und 240 Tagen. Die Gegenüberstellung beider Geschlechter zeigt auch hier eine

sehr gute Übereinstimmung der Schwärmverteilung. Wie schon bei der anderen Zuchtlinie nimmt die Anzahl der Tiere über 240 Tage Lebensdauer nicht kontinuierlich ab, sondern steigt nochmals in der Altersstufe 270 bis 300 Tage an.

Bei der Gegenüberstellung der Schwärmverteilungen beider Zuchtlinien lassen sich wesentliche Übereinstimmungen beobachten: die meisten der protokollierten Tiere erreichen zum Zeitpunkt ihres Schwärmens ein Alter zwischen 120 und 240 Tagen. Daneben gibt es in beiden Geschlechtern übereinstimmend eine größere Anzahl von Tieren, die ihre Geschlechtsreife im Alter von 270 bis 300 Tagen erreichten.

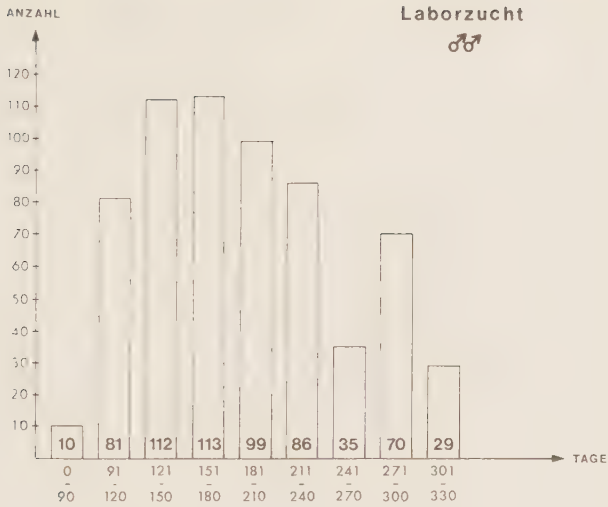


Abb. 2: Schwärmverteilung der Männchen aus langjähriger Inzucht ("Laborzucht")

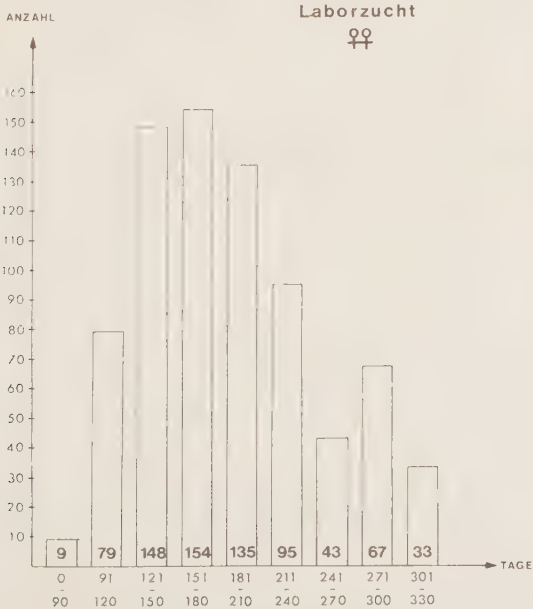


Abb. 3: Schwärmverteilung der Weibchen aus langjähriger Inzucht ("Laborzucht")

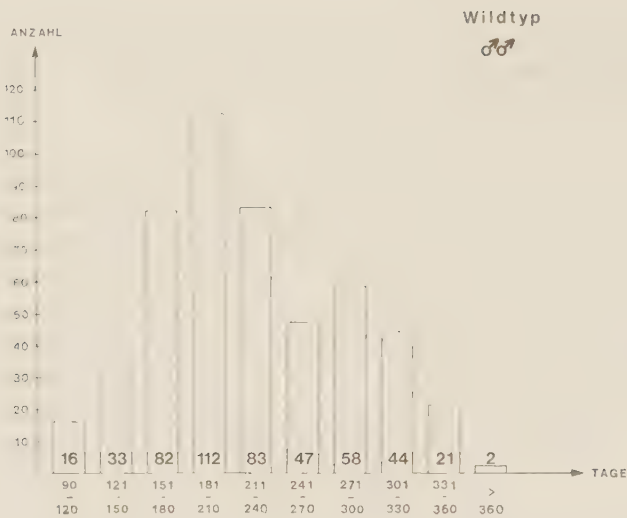


Abb. 4: Schwärmverteilung der Männchen aus der F₁-Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp")

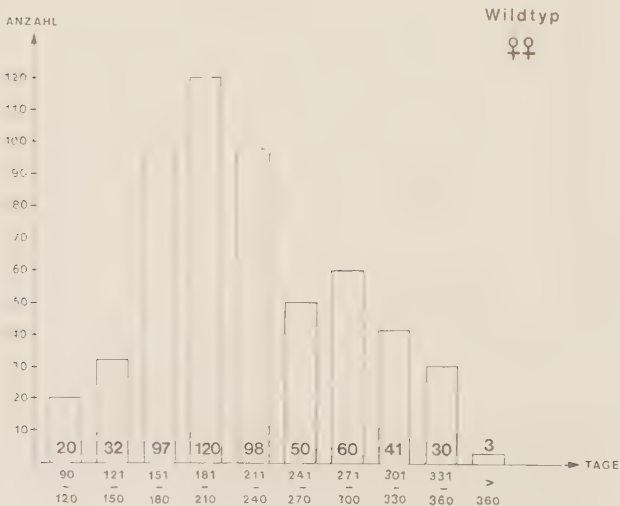


Abb. 5: Schwärmverteilung von Weibchen aus der F₁-Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp")

5.3.2. Verteilung und Größe der Spermatogenesestadien in Bezug auf die Segmentzahl

Abbildung 6 zeigt die Größenverteilung von Spermatogonienballen I aus der langjährigen Inzucht ("Laborzucht"). Die Anzahl der Segmente der untersuchten Tiere lag zwischen 53 und 70. Bei der stichprobenartigen Auswahl der ausgemessenen Ballen fällt auf, daß die Größe der Spermatogonienballen I nicht proportional mit der Segmentzahl zunimmt. So hat das Tier mit 70 Segmenten im Durchschnitt ähnlich große Ballen wie das Tier mit 63 Segmenten. Innerhalb einer Coelomprobe können aber erheblich größere Schwankungen zwischen dem kleinsten und dem größten vermessenen Keimzellballen auftreten.

In Abbildung 7 ist die Größenverteilung von Spermatogonienballen I aus der F₁-Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp") aufgezeigt. Hier wurden Coelomproben aus Tieren mit 62 bis 73 Segmenten entnommen. Wie bei der "Laborzucht" nimmt die Größe der Ballen mit steigender Segmentzahl nicht proportional zu. Auch hier können innerhalb einer Coelomprobe sehr große Schwankungen auftreten.

Interessant ist der Vergleich der Gesamtdurchschnittsgrößen zwischen beiden Zuchtlinien:

	Länge (µm)	Breite (µm)
Laborzucht	93.6	71.1
Wildtyp	97.2	71.3

Aus den ermittelten Daten lassen sich keine signifikanten Differenzen erkennen.

Die Abbildungen 8 und 9 zeigen die Größenverteilungen von Spermatogonienballen II aus "Laborzucht" und "Wildtyp". Die Anzahl der Keimzellballen pro Coelomprobe hat in beiden Zuchtlinien deutlich zugenommen, da durch den Zerfall eines Spermatogonienballens I eine Vielzahl von

Spermatogonienballen II freigesetzt werden.

Wie in der ersten Phase nimmt die Größe der Ballen in beiden Zuchtlinien nicht mit steigender Segmentzahl zu. Aus der "Laborzucht" wurden Coelomproben aus Tieren mit 61 bis 77 Segmenten entnommen. Die teilweise hohen Größenschwankungen von einer Coelomprobe zur anderen sind zufällig bedingt: Ein Tier in der Spermatogonienballen II-Anfangsphase besitzt viele kleine Ballen, ein Tier in der Endphase der Spermatogonienballen II hat nach der mitotischen Proliferation der einzelnen Gonienballen wesentlich größere Durchschnittswerte.

Die Tiere des "Wildtyps" hatten Segmentzahlen zwischen 63 und 75. Die Größenschwankungen aller ausgemessenen Ballen sind geringer als die der "Laborzucht".

Stellt man die Gesamtdurchschnittsgröße beider Zuchtlinien gegenüber, kann man auch hier keine signifikanten Abweichungen feststellen:

	Länge (μm)	Breite (μm)
Laborzucht	45.5	34.6
Wildtyp	46.0	35.0

In Abbildung 10 und 11 sind schließlich die Größenverteilungen von Spermatocytenballen aus beiden Zuchtlinien dargestellt. Wie in den beiden vorherigen gonialen Proliferationsphasen findet mit steigender Segmentzahl keine proportionale Größenzunahme der Ballen statt. Auffällig ist, daß die Größenschwankungen der Durchschnittswerte zwischen den einzelnen Coelomproben untereinander in beiden Zuchtlinien wesentlich geringer sind als in den vorherigen Stadien. Der Gesamtdurchschnittsvergleich zeigt folgende Meßgrößen:

	Länge (μm)	Breite (μm)
Laborzucht	72.7	53.3
Wildtyp	76.7	58.4

Bildet man den Quotienten aus den durchschnittlichen Längen und Breiten, so erhält man für alle Stadien beider Zuchtlinien einen Wert, der um 1.3 liegt. Dieses konstante Längen- und Breitenverhältnis läßt sich mit einem gerichteten Proliferationsmuster erklären, bei dem durch die Festlegung einer maximalen Zahl gonialer Mitosen, verbunden mit einer bestimmten Ausrichtung der Teilungsspindeln, die Form der Keimzellballen festgelegt wird. In allen Stadien und Phasen haben sie die Form dreiachsiger Ellipsoide.

Zusammenfassend lassen sich die licht- und elektronenoptischen Befunde zur Normogenese in Verbindung mit den Meßergebnissen der Ballengrößen in den verschiedenen Stadien wie folgt deuten:

nach Durchlaufen einer juvenilen Phase werden im Bereich der Schlingen des dorsalen Blutgefäßes junge Spermatogonienballen I ins Coelom abgegeben. Der Längen-Breitenquotient entspricht schon in dieser Frühphase der Ballen mit 1.3 dem der späteren Stadien. Während über einen begrenzten Zeitraum weitere Spermatogonienballen ins Coelom abgegeben werden, hat bei den anderen Keimzellballen die Proliferation eingesetzt, sodaß in einer Coelomprobe unterschiedlich große Ballen zu finden sind. Jeder einzelne Spermatogonienballen I macht vermutlich eine festgelegte Zahl von Mitosen durch, die zu einer Endgröße mit konstantem Längen-Breiten-Verhältnis führt. Dieses konstante Proliferationsschema setzt sich nach Zerfall der Spermatogonienballen I in der Spermatogonienballen II-Phase fort und führt wieder zu konstanten Endgrößen der Ballen. Da nicht alle Spermatogonienballen I gleichzeitig in die Spermatogonienballen II zerfallen, die Proliferation der jungen Spermatogonienballen II aber unmittelbar einsetzt, finden sich in einer Coelomprobe unterschiedlich große Ballen.

Gegen Ende der Spermatogonienballen II-Phase verringern sich die Größenunterschiede innerhalb einer Coelomprobe, da viele Ballen ihre Endgröße erreicht haben.

In der Spermatocytenballen-Phase schließlich, in der nachweislich keine Mitosen mehr stattfinden, zeigen die Durchschnittswerte der Ballengrößen aus einzelnen Coelomproben nur noch sehr geringe Abweichungen und bewegen sich um einen recht konstanten Wert.

In den beiden voneinander unabhängigen Zuchtlinien wurden für alle Phasen übereinstimmende Untersuchungsergebnisse gefunden.

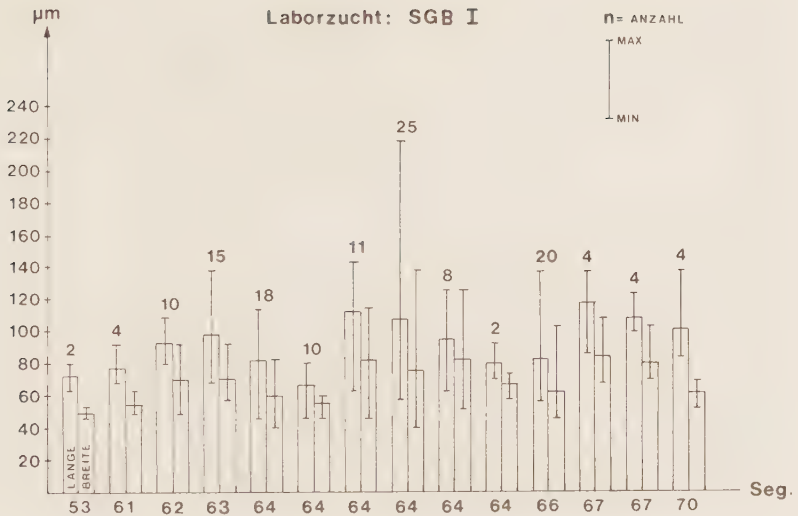


Abb. 6: Größenverteilung von Spermatogonienballen I aus langjähriger Inzucht ("Laborzucht")

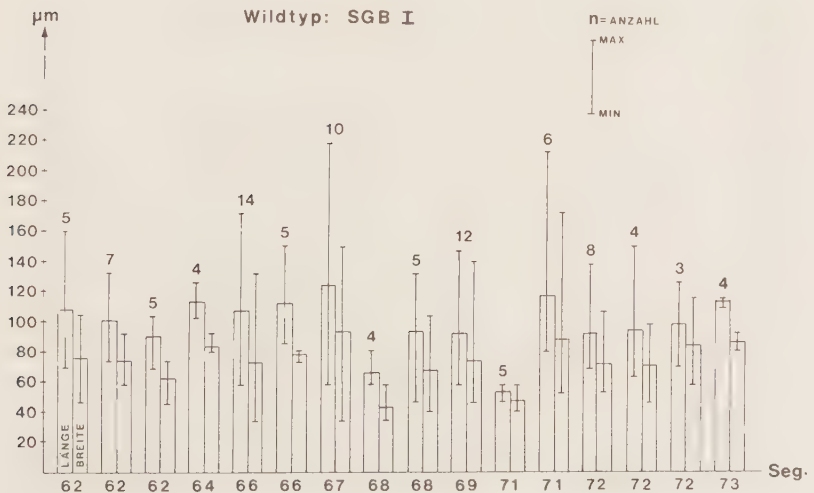


Abb. 7: Größenverteilung von Spermatogonienballen I aus der F₁-Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp")

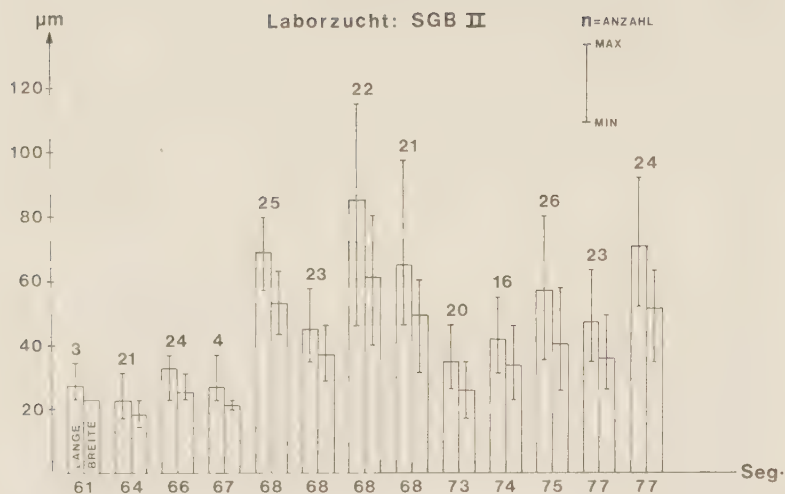


Abb. 8: Größenverteilung von Spermatogonienballen II aus langjähriger Inzucht ("Laborzucht")

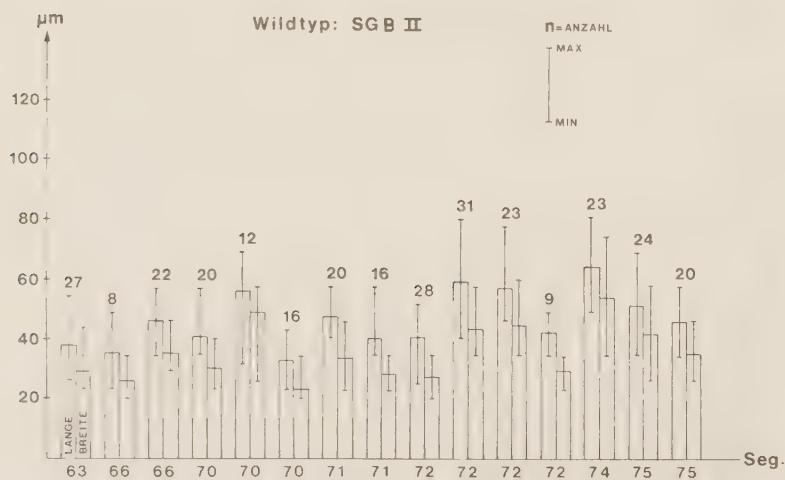


Abb. 9: Größenverteilung von Spermatogonienballen II aus der F₁-Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp")

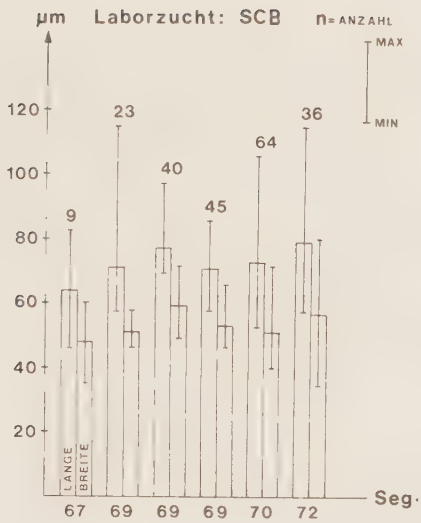


Abb. 10: Größenverteilung von Spermatocytenballen aus langjähriger Inzucht ("Laborzucht")

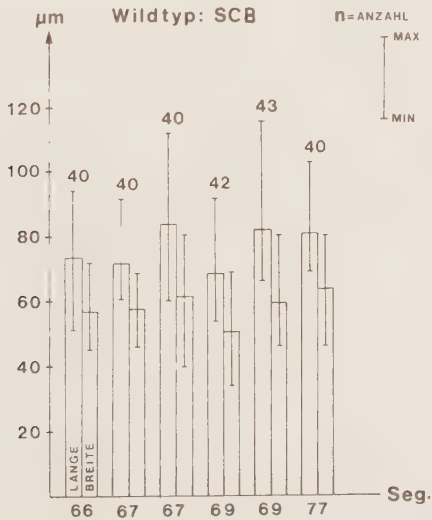


Abb. 11: Größenverteilung von Spermatocytenballen aus der F_1 -Nachzucht von Wildtieren ("Wildtyp")

5.4. Coelomocyten

In der Coelomflüssigkeit treten neben den frei schwimmenden Gametogeneseprodukten weitere Zelltypen auf. Allgemein werden diese auch bei anderen Polychaeten vorkommenden Zellen als Coelomocyten bezeichnet. Bei *Platynereis dumerilii* lassen sich ultrastrukturell sechs verschiedene Coelomzelltypen unterscheiden. Die Hauptmasse aller Coelomocyten (ca. 80 - 90 %) wird durch die sogenannten Elaeocyten gebildet.

Laut Literatur (z. B. DHAINAUT, 1966 und 1984; DHAINAUT und PORCHET-HENNERE, 1988) kann man drei weitere Typen als Granulocyte I, Granulocyte II und Granulocyte III ansprechen.

DHAINAUT (1984) zeigt für *Perinereis cultrifera* zwei zusätzliche Zelltypen auf, die als Coelomocyte IV und Coelomocyte V bezeichnet werden. Bei *Platynereis dumerilii* findet man ebenfalls zwei Coelomzelltypen, die aufgrund charakteristischer ultrastruktureller Übereinstimmungen die gleiche Bezeichnung erhalten.

Schließlich tritt ein bisher nur bei *Platynereis dumerilii* gefundener Zelltyp auf, der als Coelomocyte VI bezeichnet wird.

Die verschiedenen Zellen, die teilweise parallel mit dem ersten Auftreten freier Gametogenesestadien im Coelom erscheinen, lassen sich ultrastrukturell gut voneinander unterscheiden. Um ausschließen zu können, daß es sich nur um einen Zelltyp in unterschiedlichen Entwicklungsstadien handelt, wurden neben den Untersuchungen in Verbindung mit den einzelnen Spermatogenesestadien auch Tiere untersucht, die noch keine freien Keimzellen aufwiesen. Ziel war es, das Entwicklungsschicksal jeder Coelomocytenart bis hin zum Schwärmzeitpunkt des Tieres anhand von vielen einzelnen Zustandsbildern zu verfolgen und eine Klassifizierung der sechs Typen in den einzelnen Phasen vorzunehmen.

5.4.1. Elaeocyte

Das Auftreten der Elaeocyten in der Coelomflüssigkeit erfolgt zu einem Zeitpunkt, bei dem noch keine freien Gametogenesestadien vorhanden sind. Die Tiere besitzen dann zwischen 30 und 40 Parapodiensegmente.

Zu Beginn ihres Auftretens erscheinen die Elaeocyten, lichtmikroskopisch erkennbar an ihren großen lipidgefüllten Vakuolen (HAUENSCHILD und FISCHER, 1969), nicht als Einzelzellen, sondern als Ballen (Tafel 23, Abb.1). Der Zerfall in die Einzelzellen ist im jungen Spermatogonienballen I-Stadium abgeschlossen, Zellballen treten zu keinem nachfolgendem Zeitpunkt auf.

Gegen Ende der Spermatogonienballen I-Phase hat sich die Anzahl der Elaeocyten pro entnommener Coelomprobe erhöht. Zu diesem Zeitpunkt haben die Zellen mit durchschnittlich 28 μm ihren größten Durchmesser erreicht. Nach der frühen Spermatogonienballen II-Phase sind sie, wie in den übrigen Stadien, im Durchschnitt nur 18 μm groß.

Quantitative Schwankungen kann man auch in der Spermatogonienballen II-Phase feststellen. Da die Zahl der freien Elaeocyten beim Übergang Spermatogonienballen I zu Spermatogonienballen II deutlich abgenommen hat, sind zu Beginn dieser neuen Phase erst relativ wenig Zellen vorhanden. Die Zellzahl steigt dann aber erneut an und erreicht in der Mitte des Spermatogonienballen II-Stadiums ein zweites Maximum. Danach erfolgt eine kontinuierliche Abnahme der Zellzahl.

Im Tetraden- bzw. Spermienstadium sind die Elaeocyten nur noch vereinzelt als Zellen mit starken Degenerationserscheinungen vorhanden (Tafel 24, Abb. 2 und 3).

Bei der Untersuchung von Coelomproben im NOMARSKI-Kontrast läßt sich die Fähigkeit der Elaeocyten aufzeigen, cytoplasmatische Ausläufer auszubilden. Diese Zellausläufer kommen sowohl zwischen einzelnen Elaeocyten (Tafel 23, Abb. 3), als auch zwischen Elaeocyten und

freischwimmenden Spermatogenesestadien vor (Tafel 23, Abb. 5). An einer innerhalb von zehn Sekunden gemachten Bildfolge kann das von der Coelomzelle ausgehende aktive Lösen einer solchen Zellbrücke von einem jungen Spermatogonienballen I demonstriert werden (Tafel 23, Abb. 2, 4, 6). Die Bedeutung dieser phasenweise auftretenden Kontaktaufnahme ist bisher weder licht- noch elektronenoptisch eindeutig geklärt.

Es lassen sich frühere Befunde bestätigen (BOES, 1986; HANSKE, 1986), die zeigen, daß es sowohl in dem Spermatogonienballen I-Stadium als auch im Spermatogonienballen II-Stadium Phasen gibt, in denen es häufig zu einer Kontaktaufnahme zwischen Keimzellballen und Elaeocyten kommt. Im Spermatocytenballen-Stadium finden solche Kontaktaufnahmen nicht mehr statt.

Die Elaeocyten von *Platynereis dumerilii* unterscheiden sich nicht von den bei anderen Nereiden zu findenden Strukturmerkmalen (BASKIN, 1974; DHAINAUT, 1984; DHAINAUT und PORCHET-HENNERE, 1988). In bestimmten Zellbereichen findet man Lipide, Proteine und Glykogen.

Bisher einzige nachweisbare Aufgabe der Elaeocyten im männlichen Geschlecht von *Platynereis dumerilii* ist die Phagocytose von Sarkolyten (HAUENSCHILD und FISCHER, 1969). Schon vor dem Einsetzen der epitoken Phase finden sich Muskelfragmente in den Elaeocyten (Tafel 24, Abb. 3 und 4). In der Spermatocytenballen-Phase sind sie im Cytoplasma fast aller verbliebenen Elaeocyten vorhanden.

5.4.2. Granulocyte I

Dieser Coelomocytentyp, der zuvor schon für andere Nereiden beschrieben wurde (BASKIN, 1974; DHAINAUT, 1984), ist gekennzeichnet durch das Auftreten von charakteristischen Mikrofilamentbündeln (Tafel 25, Abb. 1 bis 6). Kurz vor dem Erscheinen der jungen Spermatogonienballen tritt dieser Zelltyp einzeln oder als Zellaggregat mit gleichen oder anderen Coelomocyten im Coelom auf. Als

Bildungsort läßt sich der dorsolaterale Bereich eingrenzen, von dem aus die Zellen teilweise entlang der Blutgefäßschlingen des Dorsoparapodialgefäßes in den Coelomraum abgegeben werden (Tafel 25, Abb. 1).

Neben den Mikrofilamentbündeln enthält das Cytoplasma zwei Granulatypen. Die Hauptmasse der rundlichen Grana besitzt stark elektronendichtes Material, daneben treten Grana mit weniger dichtem Material auf. In der Spermatogonienballen II-Phase kommt es zu einer deutlichen Vermehrung dieser Grana. Granulocyten I in der Spermatocytenballen-Phase besitzen dagegen nur noch wenige oder keine dieser Zellstrukturen (Tafel 25, Abb. 6).

Im Cytoplasma treten neben gut ausgeprägten Golgi-Apparaten rauhes endoplasmatisches Reticulum, Mitochondrien und Glykogenansammlungen auf. Zusätzlich werden besonders bei Zellen in der Spermatocytenballen-Phase zahlreiche kleinere Vakuolen im Randbereich der Granulocyte I sichtbar (Tafel 25, Abb. 5 und 6). Diese haben laut Literatur phagocytotische Funktion.

Der Zellkern erscheint in jungen Zellen rund, in späteren Stadien länglich. Wie auch bei allen anderen Zelltypen sind im Tetraden- bzw. Spermienstadium immer weiter fortschreitende Degenerationserscheinungen zu beobachten.

Die Größe der meist oval-länglich erscheinenden Granulocyten I erscheint in allen Spermatogenesestadien relativ konstant. Die Zellen sind 10 bis 15 µm lang und 5 bis 8 µm breit. Damit sind sie kleiner als z. B. die Granulocyten I von *Perinereis cultrifera* (DHAINAUT, 1984).

5.4.3. Granulocyte II

Dieser Coelomocytentyp unterscheidet sich vom vorherigen Typ durch das Fehlen der Mikrofilamente und das Vorhandensein von auffällig vielen runden bis ovalen elektronendichten Grana, bei denen man zwischen zwei Sorten unterscheiden kann. Die eine Sorte besitzt homogenes

elektronendichtes Material, die andere feingranuläre, weniger elektronendichte Substanz (Tafel 28, Abb. 3).

Der Ursprungsort liegt in der dorsolateralen Körperwand, in der die jungen Granulocyten II anhand der vielen elektronendichten Grana von Epithelzellen, Schleimzellen und anderen Zelltypen gut zu unterscheiden sind. Die Ablösung dieses Coelomocytentyps erfolgt auch hier bevor bzw. gleichzeitig mit dem Auftreten erster freier Keimzellballen. Wie bei der Granulocyte I kann die Ablösung als Einzelzelle oder in Zellaggregaten aus gleichen oder verschiedenen Coelomocytentypen angetroffen werden. Die Größe dieser Zelle bewegt sich zwischen 10 bis 15 μm Länge und 4 bis 8 μm Breite.

Im Gegensatz zum ersten Granulocytentyp erscheint die Granulocyte II oft unterschiedlich geformt. Der Zellkörper kann rund, oval oder auch länglich ausgebildet sein. Ebenso nimmt der Zellkern von rund-oval bis unregelmäßig alle Formen an.

Die Granulocyte II ist der einzige Coelomocytentyp, der auch zwischen den Muskelfasern im ventralen Bereich zu finden ist. Dort paßt sie sich als langgestreckte Zelle zwischen die einzelnen Muskelzellen ein (Tafel 28, Abb. 4).

Die abgelösten, in der Coelomflüssigkeit schwimmenden Zellen besitzen die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren (Tafel 28, Abb. 2). Im Cytoplasma finden sich die typischen Zellorganellen, wie z. B. Golgi-Apparate, Mitochondrien, rauhes endoplasmatisches Reticulum und cytoplasmatische Ribosomen. Die Form, Anzahl und Größe der oben beschriebenen Grana ist nicht festgelegt.

Hauptaufgabe der Granulocyten II scheint wie bei den Granulocyten I die Phagocytose zu sein. So findet man in jeder Phase der Spermatogenese Granulocyten II mit Vakuolen in unterschiedlichster Anzahl und Größe, teilweise gefüllt mit phagocytiertem Material (Tafel 28, Abb. 3 und 4). Die Anzahl der Vakuolen ist besonders im Spermatocyten- bzw. Tetradenstadium vermehrt.

5.4.4. Granulocyte III

Bei *Platynereis dumerilii* findet man einen in der Literatur als Granulocyte III bezeichneten Coelomzelltyp. Bei diesem scheint es sich um frühe Entwicklungsstadien der anderen Granulocytentypen zu handeln. Solche Jungformen treten ausschließlich in den Bildungs- und Ablösungsphasen der Coelomocyten auf (Tafel 26, Abb. 1 und 2).

Diese jungen, noch nicht ausdifferenzierten Zellen lassen sich zeitlich gut einordnen. Spätestens mit Erreichen der Spermatogonienballen I-Phase ist die Differenzierung so weit abgeschlossen, daß der spezifische Coelomzelltyp erkennbar ist.

5.4.5. Coelomocyte IV

Dieser Coelomzelltyp reiht sich in Bezug auf den Entstehungsort, die Art und den Zeitpunkt seines ersten Auftretens im Coelom in die Gruppe der vorher beschriebenen Coelomocyten ein.

Er hebt sich schon während seiner Entwicklung im dorso-lateralen Bereich des Hautmuskelschlauches größtmäßig von den übrigen Zellen ab. Die Coelomocyte IV ist in ihrer Frühphase zwei- bis dreimal so groß wie die übrigen Zelltypen (Tafel 27, Abb. 1). Das gesamte Cytoplasma der noch nicht abgelösten Zelle ist angefüllt mit vielen Golgi-Apparaten, die in großen Mengen Vesikel abschnüren (Tafel 27, Abb. 3). Zusätzlich finden sich viele relativ kleine Mitochondrien und Massen an cytoplasmatischen Ribosomen, die ganze Cytoplasmabereiche mit feingranulärem Inhalt eingrenzen (Tafel 27, Abb. 2).

Zum Zeitpunkt der Ablösung ins Coelom hat die Golgi-Aktivität erheblich nachgelassen. Die Anzahl der Mitochondrien hat zwar abgenommen, aber die restlichen Mitochondrien sind nun bis zu zehnmal größer als vorher. Denkbar für die Größenzunahme ist die Vereinigung vie-

ler kleiner Mitochondrien. Die von den cytoplasmatischen Ribosomen eingeschlossenen Cytoplasmabereiche erscheinen nun ebenfalls wesentlich kleiner. Daneben finden sich vereinzelt große elektronendichte Einschlüsse im Cytoplasma (Tafel 27, Abb. 5 und 6).

Während der Ablösungsphase erkennt man auf den Schnittbildern einen beginnenden Zellformwechsel dieses Zelltyps. Die vorher länglich-ovale Zelle bildet erste breite Zellausläufer aus (Tafel 27, Abb. 4). Diese Zellausläufer nehmen im weiteren Spermatogeneseverlauf an Länge zu und geben der Coelomocyte IV ein amöboides Aussehen (Tafel 28, Abb. 5).

Ab dem Spermatocytenballen-Stadium enthält dieser Zelltyp verstärkt runde bis längliche elektronendichte Grana. Daneben befindet sich in Kernnähe ein Mikrotubulnetzwerk mit stellenweisem Ribosomenbesatz. Zusätzlich ist über das Cytoplasma eine Anzahl von kleinen Vakuolen verteilt, die bis in die Cytoplasmaarme reichen (Tafel 28, Abb. 5 und 6).

Mit einer Länge bis zu 20 μm ist die Coelomocyte IV, mit Ausnahme der Elaeocyten, größer als alle anderen freien Coelomzelltypen.

Die Bedeutung der stark ausgeprägten Golgi-Aktivität ist bisher nicht geklärt. Eine Phagocytosefunktion ist aufgrund struktureller Merkmale denkbar.

5.4.6. Coelomocyte V

Ein weiterer Coelomzelltyp bei *Platynereis dumerilii* kann in Übereinstimmung mit einem für *Perinereis cultrifera* beschriebenen Zelltyp (DHAINAUT, 1984) als Coelomocyte V bezeichnet werden.

Kennzeichen der Coelomocyte V sind große homogene Vesikel (Tafel 26, Abb. 5). Wie alle anderen beschriebenen Coelomocyten erscheint dieser Typ auf den ausgewerteten Schnittbildern erstmals kurz vor bzw. mit gleichzeitiger Ablösung der jungen Spermatogonienballen I. Als Ur-

sprungsort wurde die dorsolaterale Körperwand gefunden, von der aus die Ablösung in Form von Einzelzellen oder Zellgruppen mit gleichen oder anderen Coelomocyten ins Coelom erfolgt (Tafel 26, Abb. 3 und 4).

Die etwa 800 nm großen Vesikel sind bis zum Tetradenstadium vorhanden. Zur Zeit früherer Spermatogenesestadien füllen sie die Zelle voll aus, sodaß je nach Anschnitt keine anderen Zellorganellen sichtbar sind (Tafel 26, Abb. 5). Die Größe der Coelomocyte V entspricht mit 8 bis 12 μ m Durchmesser der der anderen Granulocyten. Neben fast kugelförmigen Zellen finden sich besonders in Zellaggregaten auch längliche Formen dieses Zelltyps.

Gegen Ende der Spermatogenese, ab dem Spermatocytenstadium, nimmt die Anzahl der Vesikel ab und man erkennt andere Zellstrukturen. Besonders auffällig ist dabei die Ausbildung von rauhem endoplasmatischem Reticulum, cytoplasmatischen Ribosomen und Mitochondrien. Daneben finden sich verstärkt im peripheren Zellbereich eine Anzahl von kleineren und größeren Vakuolen, die auch bei dieser Coelomocyte auf eine Phagocytosefunktion hindeuten (Tafel 26, Abb. 6).

5.4.7. Coelomocyte VI

Als Coelomocyte VI wird erstmals ein Zelltyp beschrieben, der nur bis zu einem bestimmten Stadium der Spermatogenese von *Platynereis dumerilii* vorhanden ist.

Die Coelomocyte VI tritt zu einem ähnlichen Zeitpunkt wie die anderen Coelomzelltypen auf. Auch der Ursprungsort und die Art und Weise der Abgabe ins Coelom stimmen mit den anderen beschriebenen Typen überein. Auffällig ist aber schon in der Ablösungsphase der große Zellkern mit körnig-fädigen Chromatinanteilen und wenig Karyoplasma (Tafel 27, Abb. 4). Daneben findet man zu diesem Zeitpunkt sehr große Mitochondrien unterschiedlichster Form, rauhes endoplasmatisches Reticulum und cytoplas-

matische Ribosomen.

Die Weiterentwicklung dieser Zelle lässt sich aus den Schnittserien folgendermaßen interpretieren: ausgehend von einer Anfangsgröße von ca. 5 μm wächst der Zellkörper zu einer Endgröße von 10 bis 15 μm heran. Nach der Ablösung der Spermatogonienballen I beginnt die Coelomocyte VI, immer noch charakterisiert durch den großen Kern und die zelltypische Verteilung von Chromatin und Karyoplasma, erste breite Cytoplasmaausläufer zu bilden und Kontakte mit einzelnen Gonienballen einzugehen (Tafel 11, Abb. 3, 5, 6; Tafel 29, Abb. 1). Im Zellkern ist in dieser Phase ein deutlicher Nucleolus sichtbar. Während der Proliferationsphase der kleinen Spermatogonienballen I gelangt die Zelle durch die immer weiter verzweigten Zellausläufer, die sich zwischen die Gonienuntereinheiten drängen, und durch die gleichzeitige Umwachsung der Gonienuntereinheiten um die Coelomocyte VI, ins Ballenzentrum. Gegen Ende der Spermatogonienballen I-Phase findet man diese Coelomocyte daher als zentrale Zelle einmal in jedem Ballen (Tafel 29, Abb. 2). Sie hat zu diesem Zeitpunkt neben dünnen Zellausläufern, die sowohl die Untereinheiten als auch den gesamten Ballen umhüllen (Tafel 10), stellenweise kernlose Cytoplasmabereiche ausgebildet (Tafel 29, Abb. 3 und 4).

Das Cytoplasma der zentralen Zelle und der kernlosen Bereiche enthält zwar noch Zellorganellen wie Mitochondrien, Golgi-Apparate und Ribosomen, zeigt aber daneben auch kleinere Vakuolen, elektronendichte Vesikel und aufgelockerte Bereiche, die auf beginnende Degeneration hindeuten. Diese Ergebnisse decken sich mit den Befunden an der Hüllzelle im weiblichen Geschlecht von *Platynereis dumerilii* (FISCHER, 1975). Einzige Aufgabe der Zelle scheint es zu sein, den Zusammenhalt der wachsenden Untereinheiten mit zu gewährleisten.

Nach Zerfall der Spermatogonienballen I in die Untereinheiten und Beginn der Spermatogonienballen II-Phase wurde diese Hüllzelle nie mehr beobachtet.

5.5. Bestimmung der Chromosomenzahl

Obwohl die Polychaeten mit ca. 5000 beschriebenen Arten die größte Annelidenklasse darstellen, sind bisher nur ungefähr 90 Arten cytologisch auf ihre Chromosomenanzahl untersucht worden. In den Arbeiten von CHRISTENSEN (1980) werden die Chromosomensätze von 44 Arten erstmalig aufgeführt. Aus der Familie der Nereiden kennt man die Chromosomenanzahlen von *Nereis diversicolor* ($n = 16$; OMETZ, 1963), *Nereis virens*, *Nereis pelagica*, *Nereis succinea*, *Nereis limbata* und *Platynereis megalops* mit einer haploiden Anzahl von je 14 Chromosomen (Zusammenfassung bei CHRISTENSEN, 1980). Außerdem ist der Chromosomensatz von *Perinereis cultrifera* ($n = 17$; OMETZ, 1963) und *Neanthes arenaceodentata* ($n = 18$) bekannt.

Die noch fehlende Chromosomenzahlbestimmung für *Platynereis dumerilii* veranlaßte Untersuchungen an Regenerationsgeweben, frühen Furchungsstadien und verschiedenen Spermatogenesestadien zur Feststellung des Chromosomensatzes.

Bei allen drei Gewebe- bzw. Zelltypen führte eine vorgeschaltete Colchizin-Behandlung (SAOTOME, 1982; RAHAT et al., 1985) trotz unterschiedlichster Inkubationszeit (4 - 12 Stunden) zu unbrauchbaren Ergebnissen, da in allen Fällen die Chromosomen entweder zerbrochen oder so dicht zusammengelagert waren, daß eine Auszählung nicht möglich war.

Ohne Colchizineinwirkung konnten wesentlich bessere Ergebnisse erzielt werden: Tafel 31 zeigt einzelne Mitosephasen aus Zellen eines 5-Tage-Regenerates. Die Kondensation des Chromatins, ausgehend von der frühen Prophase in Abb. 1 bis hin zur späten Metaphase in Abb. 4 ist an den Quetschpräparaten gut zu verfolgen. In Abb. 4 lassen sich 28 zu der Metaphaseplatte angeordneten Chromosomen erkennen. Die Auszählung anderer Chromosomenplatten ergibt ebenfalls 14 Chromosomen für den haploiden Satz. Diese Anzahl stimmt mit der bei anderen Nereiden bisher

gefundenen Chromosomenanzahl in fünf Fällen überein.

Zur Bestimmung konnten auch Metaphaseplatten aus gequetschten Spermatogonienballen II herangezogen werden (Tafel 32). Die schon aus den Zellen des Regenerationsgewebes ermittelte Anzahl von 28 Chromosomen für den diploiden Satz läßt sich bestätigen.

Schließlich wurden Quetschpräparate aus Coelomproben mit sich auflösenden Spermatocytenballen, Spermatocyten und Tetraden ausgewertet (Tafel 33). Neben verschiedenen Stadien der ersten und zweiten Reifeteilung, in denen das Chromosomenmaterial nur als dichte Chromatinmasse erkennbar ist, findet sich in Abb. 6 die Aufsicht auf eine Metaphase II. In diesem Fall lassen sich 14 Chromosomen erkennen, die in zwei Kreisen angeordnet sind. Der innere Kreis besteht aus fünf, der äußere aus neun Chromosomen.

6. DISKUSSION

Die Vielzahl der Arbeiten an Anneliden seit dem 19. Jahrhundert, die sich in erster Linie mit der Beschreibung und der Lebensweise neuer Arten beschäftigen, werden seit etwa 1940 durch eine Reihe von Arbeiten ergänzt, die sich auf Ergebnisse kontrollierter Laboruntersuchungen stützen. Dabei lassen sich die Untersuchungen an Polychaeten in zwei Hauptgruppen ordnen:

1. Arbeiten, die sich mit endokrinologischen Fragestellungen während der Gametogenese auseinandersetzen und dabei durch gezielte experimentelle Eingriffe Struktur und Ablauf der Keimzellentwicklung sowie Zusammenhänge zwischen Reifeentwicklung und körpereigenen Steuerungsmechanismen überprüfen.

2. Untersuchungen, die sich mit der Embryologie und dem Lebenszyklus einzelner Arten beschäftigen und dabei besonders morphologische Aspekte berücksichtigen.

Arbeiten zur ersten Hauptgruppe, die hier nicht diskutiert werden sollen, sind besonders zahlreich von französischen Forschern durchgeführt worden. Zusammenfassungen finden sich bei DURCHON (1960 und 1975); DURCHON und PORCHET (1971); PORCHET (1972); CLARK und OLIVE (1973); HAUENSCHILD (1975) und FISCHER und PFANNENSTIEL (1984). Endokrinologische Vorgänge und Fragen zur Regeneration bei dem Versuchstier vorliegender Arbeit, *Platynereis dumerilii*, sind überwiegend von HAUENSCHILD (1955, 1956 a und b, 1959, 1960, 1961, 1965 a, b, 1966, 1974 a und 1974 b); HOFMANN (1966, 1975 a und 1975 b); SCHIEDGES (1981) und HOFMANN und SCHIEDGES (1984) behandelt worden.

Untersuchungen an *Nereis vexillosa* (JOHNSON, 1943); *Nereis diversicolor* (DALES, 1950); *Neanthes lighti* (SMITH, 1950); *Micronereis varigata* (RULLIER, 1954); *Neanthes caudata* und anderen Nereiden (REISH, 1957); *Arenicola marina* (HOWIE, 1959); *Nereis fucata* (GILPIN-BROWN, 1959); *Tomopteris helgolandica* (AKESSON, 1962);

Glycera dibranchiata (SIMPSON, 1962); *Eunice kobiensis* (AKESSON, 1967); *Stauronereis rudolphi* (RICHARDS, 1967); *Nereis virens* (BRAFIELD und CHAPMAN, 1967); 17 *Ophryotrocha*-Arten (AKESSON, 1973); *Harmothoe imbricata* (DALY, 1972); *Eulalia viridis* (OLIVE, 1975); *Chaetopterus pergamentaceus* (ECKBERG, 1981); *Arenicola cristata* (MARSDEN und PAWSON, 1981) und *Sabellaria cementaria* (SMITH und CHIA, 1985) sind Beispiele, die zur zweiten Hauptgruppe gezählt werden können.

Der Lebenszyklus von *Platynereis dumerilii* wurde von HAUENSCHILD (1951) vollständig aufgeklärt und von HAUENSCHILD und FISCHER (1969) unter Zusammenfassung aller damaligen Ergebnisse dargestellt.

Durch den seit zwei Jahrzehnten immer größer werdenden Anteil der ultrastrukturellen morphologischen Arbeiten können Einzelphasen verschiedener Gametogenesen aufgezeigt und lichtmikroskopisch gemachte Beobachtungen auf cytologischer Ebene erklärt werden.

Für *Platynereis dumerilii* lag bisher keine detaillierte ultrastrukturelle Untersuchung der Spermatogenese vor, erschien aber nach lichtmikroskopischer Neueinteilung der verschiedenen Stadien (BOES, 1986; HANSKE, 1986) notwendig.

6.1. Gonienherkunft

Bei der Beschreibung von Gametogenesen kommt der Frage des Ursprungs der Gameten eine zentrale Bedeutung zu. In vielen Tierstämmen ist die Keimbahnsonderung in einer frühen Entwicklungsphase nachgewiesen worden. So lassen sich die zukünftigen Keimzellen häufig morphologisch verfolgen: sie können größer sein als die Somazellen (z. B. bei Chordaten, vielen Arthropoden), anfangs besondere Einschlüsse enthalten (z. B. Polplasma bei vielen Arthropoden) oder sich in manchen Fällen im DNA-Gehalt von den Somazellen unterscheiden (z. B. Nematoden und manchen Dipteren).

Beispiele für die frühe Unterscheidung von primordialen Geschlechtszellen und Somazellen sind *Mayetiola destructor* (Insecta) im 8-Kernstadium; *Parascaris equorum* (Nematoda) im 16-Zellstadium; *Drosophila melanogaster* (Insecta) im 512-Kernstadium und *Xenopus laevis* (Amphibia) in der frühen Gastrula (Zusammenfassung bei TOBLER, 1986).

Die bisherigen "cell-lineage"-Studien an Polychaeten, ausgehend von Untersuchungen an *Nereis succinea* (WILSON, 1992) und vielen nachfolgenden Studien (Zusammenfassung bei ANDERSON, 1966; SCHROEDER und HERMANS, 1975) liefern nur wenig Aussagen über die Herkunft der Keimzellen und den Ursprung der Gonaden. "Cell-lineage"-Studien der letzten Jahre beschäftigen sich hauptsächlich unter dem Gesichtspunkt regulativer Aspekte (DORRESTEIJN et al., 1987; Zusammenfassung bei DORRESTEIJN und FISCHER, 1988).

MALAQUIN (1925 und 1934) verfolgte bei *Salmacina dysteri* durch Markierungen das Entwicklungsschicksal der durch inaequale Teilung der beiden Tochterzellen der 4d-Zelle entstandenen Zellen. Er konnte zeigen, daß sie als primordiale Geschlechtszellen zu den definitiven Gonaden wandern. POTSWALD (1964) bestätigte MALAQUIN's Beschreibungen bei der Untersuchung einiger *Spirorbis*-Arten.

DORSETT (1961) glaubt, daß die jungen Oocyten von *Polydora ciliata* ihren Ursprung unterhalb der Parapodienepidermis haben und dann zu den paarigen ventralen Gonaden wandern. Die Wanderung der Gameten ist aber nicht belegt.

Bei *Cirratulus cirratus* (OLIVE, 1971); einigen Serpuliden (POTSWALD, 1969, 1972, 1981) und *Harmothoe imbricata* (GARWOOD, 1981) werden primordiale Geschlechtszellen, die vom Peritoneum abstammen sollen, als Ausgangszellpopulation für die weitere Gametogenese angesehen.

Bei *Phragmotopoma lapidosa* (ECKELBARGER, 1979 b) und *Streblospio benedicti* (ECKELBARGER, 1980) werden Blut-

gefäßwände durch Zellen gebildet, die zu einem späteren Zeitpunkt als Keimzellen identifiziert werden können. Denkbar ist, daß sie von einigen Zellen des Peritoneums stammen, die mit der Blutgefäßwand verbunden waren, oder daß sie in der Frühentwicklung des Blutgefäßes zu diesem gewandert sind.

In allen Fällen bleibt aber die Frage offen, ob die Keimzellen wirklich somatischen Ursprung besitzen, oder ob es nur zu einer sehr späten Soma-Keimbahn-Sonderung kommt.

Über die Herkunft der bei den Nereiden in Ballen auftretenden Gonienzellen, die sich freibeweglich im Coelomraum entwickeln, gab es bisher nur Vermutungen (HAUENSCHILD und FISCHER, 1969; LÜCHT, 1987). In anderen Fällen wird in Übereinstimmung mit Aussagen zu anderen Polychaetenfamilien das Peritoneum als Ursprungsort der Keimzellen angesehen (BERTOUT, 1976; KUBO und SAWADA, 1977).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß bei *Platynereis dumerilii* der Bildungsort der Keimzellballen in zwei räumlich begrenzten, dorsolateralen Bereichen der Parapodiensegmente liegt. Die in einer zeitlich begrenzten Phase gebildeten Gonienballen werden im Bereich der Schlingen des dorsalen Blutgefäßes ins Coelom abgegeben. Alle Segmente, die nach der Bildungsphase der jungen Gonienballen entstehen, sind daher steril. Die Lage der sich durch mitotische Proliferation bildenden Spermatogonienballen zwischen Integument und Muskulatur läßt vermuten, daß, ähnlich wie bei anderen Arten, der Ursprung der Keimzellen in umgewandelten somatischen Zellen, hier Coelothelzellen, anzusehen ist. Es kann bisher keine Aussage darüber gemacht werden, wann die Determination zu Keimzellen erfolgt.

Die Zellanzahl der Spermatogonienballen zum Zeitpunkt ihrer Ablösung ins Coelom beträgt etwa 60 und scheint konstant zu sein. Diese Tatsache läßt auf ein gerichtetes Proliferationsmuster schließen. Bestätigt wird die-

se Vermutung durch die gefundenen konstanten Längen- und Breitenverhältnisse der Keimzellballen in allen späteren Stadien.

Eine nach einem Proliferationsmuster ablaufende Gametogenese findet man auch bei anderen Tierstämmen. So erfolgt im polytroph-meroistischem Ovar der höheren Insekten zu Beginn der Eibildung eine bestimmte Anzahl differenzieller Zellteilungen. Nach diesen Teilungen entsteht eine Oocyte und je nach Art eine unterschiedliche Anzahl an Nährzellen.

In einem Nährfach im Eileiter von *Ephestia kuehniella* findet man sieben Nährzellen und eine Eizelle, die als Geschwisterzellen durch drei Mitoseschritte entstehen. Die Zellen bleiben durch die Ausbildung von Zellbrücken untereinander verbunden (Zusammenfassung z. B. bei KÜHN, 1965; SIEWING, 1985).

Bei der Spermatogenese von *Drosophila sp.* entsteht in den Testes durch Teilungen der "Stammzellen" je eine Gonienzelle, die von zwei somatischen Zellen ("cyst cells") umgeben ist: Diese somatischen Zellen begleiten die sich entwickelnden Keimzellen bis zum späten Spermatidenstadium. Dabei umgeben sie die gebildeten Keimzellballen. Alle Geschlechtszellen in einer Zyste sind durch Zellbrücken untereinander verbunden und entwickeln sich vollkommen synchron. Die Zahl der Zellen in einer Zyste ist artspezifisch. Bei *Drosophila melanogaster* teilen sich 16 Spermatocyten während der Meiose zu 64 haploiden Spermatiden. Bei *Drosophila hydei* befinden sich nur acht Spermatocyten in einer Zyste, die nach den meiotischen Teilungen zu 32 Spermatiden werden (Zusammenfassung bei HENNIG, 1988).

Ein beschriebenes Proliferationsschema bei Polychaeten findet sich für die Oogenese von *Ophryotrocha puerilis* (PFANNENSTIEL und GRÜNIG, 1982 a). Jedes borstentragende Segment enthält zwei Gonocyten im Peritoneum eines ventral vom Darm liegenden Blutgefäßes. Nach vier mitotischen Teilungsschritten entsteht ein Verband aus 16 Zel-

len, die alle durch Cytoplasmabrücken miteinander verbunden sind. Zu einem späteren Zeitpunkt finden sich in der Coelomflüssigkeit Gruppen aus acht oder vier Zellen, die schließlich in Zweierverbände, die jeweils aus einer Nährzelle und einer Oocyte bestehen, zerfallen.

Bei *Harmothoe imbricata* (DALY, 1974) verlassen die männlichen Keimzellen die Gonaden in der meiotischen Prophase, um die weiteren meiotischen Teilungsschritte im Coelom durchzuführen. OLIVE (1972 a, b) zeigt für *Arenicola marina*, daß es nach einem exponentiellen Wachstum der Geschlechtszellen zu einer Akkumulation einer großen Anzahl von coelomischen Spermatocyten kommt. Ein negatives feedback-System führt zu einer Reduktion der Mitoseaktivität in den Gonaden. Ähnliche proliferative Aktivitätszyklen finden sich bei *Melinna cristata* (HUTCHINGS, 1973) und *Harmothoe imbricata* (DALY, 1974).

6.2. Verlauf der Spermatogenese

In den letzten 15 Jahren finden sich vermehrt elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Spermatogenese bei Polychaeten in der Literatur, in denen versucht wird, die einzelnen Phasen ultrastrukturell aufzuklären. Beispiele für untersuchte Arten sind: *Nicolea zostericola* (ECKELBARGER, 1975); *Arenicola brasiliensis* (SAWADA, 1975); *Ikedosoma gogoshimense* (SAWADA et al.; 1975); *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976, 1977, 1981, 1984); *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977); *Travisia japonica* (OCHI et al., 1977); *Golfingia ikedai* (SAWADA, 1980); *Typosyllis pulchra* (HEACOX und SCHROEDER, 1981 a); drei *Polydora*-Arten und *Streblospio benedicti* (RICE, 1981); *Phragmatopoma lapidosa* (ECKELBARGER, 1984); neun Arten der Gattungen *Capitella*, *Capitomastus* und *Capitellides* (ECKELBARGER und GRASSLE, 1987); *Platynereis dumerilii* und *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987) und *Platynereis*

massiliensis (LÜCHT, 1987).

Die Schwierigkeit einer lückenlosen Aufklärung einzelner Spermatogeneseabläufe liegt in der Herstellung vieler einzelner Zustandsbilder, die die Veränderungen während der Keimzellentwicklung Schritt für Schritt belegen. SAWADA (1975) drückt diesen Umstand in einer Untersuchung über *Arenicola brasiliensis* wörtlich so aus: "It is not possible to discriminate each stage of spermatogonia, spermatocytes and spermatids under the electron microscope".

BERTOUT (1976, 1977, 1981, 1983 b) versucht bei seinen Untersuchungen an *Nereis diversicolor* durch Benutzung von in vitro-Systemen o. g. Schwierigkeiten zu umgehen. Die Möglichkeit einer gezielten Verfolgung der Entwicklung einzelner Gametogenesestadien in isoliert gehaltenen Parapodien hat viele Vorteile. Dennoch ist es fragwürdig, ohne Vergleichsuntersuchungen die Ergebnisse auf die Normogenese in vivo zu übertragen.

Viele ultrastrukturelle Arbeiten beschränken sich deshalb auf die Darstellung der Spermioghistogenese und der reifen Spermien.

Die vorliegende Arbeit greift auf Laborzuchten eines seit vielen Jahren gehaltenen Inzuchtstammes und einer von Wildformen erzielten F₁-Generation zurück. Diese Zuchten haben die lückenlose Untersuchung bei unter konstant gehaltenen Tieren ermöglicht.

Die eigens entwickelten Methoden zur kontinuierlichen Entnahme, Beobachtung, Fixierung und Einbettung einzelner coelomaler Gonienballen, Spermatocyten, Tetraden und Spermien aus langfristig in Einzelkultur gehaltenen Tieren hat es erstmals erlaubt, die Stadienfolge zweifelsgleichzeitig aufzuklären. Die Einteilung in die beiden Proliferationsphasen Spermatogonienballen I und Spermatogonienballen II, die anschließenden Stadien Spermatocytenballen und Spermatocyte, die Phase der Tetrade, in der die Spermioghistogenese abläuft und das abschließende Spermienstadium läßt aufgrund beschriebener charakteri-

stischer morphologischer Merkmale Zuordnungen von ultrastrukturellen Zustandsbildern zu unfixierten Coelomproben im NOMARSKI-Kontrast zu.

Zusätzlich ermöglichte es diese Methode, die bei der Fixierung und Aufarbeitung ganzer Körperabschnitte oder Parapodiensegmente auftretenden Beurteilungsschwierigkeiten und Artefakte zu umgehen.

Untersuchungen an Freilandpopulationen von *Platynereis dumerilii* im Atlantik oder Mittelmeer könnten nunmehr auf verbesserten Grundlagen aufbauen. Interessant wäre z. B. die Prüfung jahreszeitlicher Faktoren insbesondere auf die Dauer der einzelnen Stadien.

In zusammenfassenden Arbeiten von ECKELBARGER (1984) und SAWADA (1984) werden die bei vielen Polychaeten sich frei im Coelomraum entwickelnden Spermatogonienballen in zwei Gruppen eingeteilt. Im ersten Fall treten bei der Spermatogenese große Spermienballen oder Spermien Scheiben ("sperm-disc; sperm-plate") auf, die durch die Ausbildung einer zentralen, kernlosen Cytoplasmamasse, der Cytophore, gekennzeichnet sind. Die Spermatogonien entwickeln sich zu reifen Spermien unter Beibehaltung der Verbindung zur Cytophore. Beispiele sind *Nicolea zostericola* (ECKELBARGER, 1975); *Arenicola brasiliensis* (SAWADA, 1975) und *Travisia japonica* (OCHI et al., 1977).

Im zweiten Fall sind die Spermatogonienzellen innerhalb eines Ballens durch Interzellularbrücken miteinander verbunden. Diese Anordnung in syncytiale "sperm-morulae" findet sich z. B. bei *Spirorbis mörchi* (POTSWALD, 1967); *Arenicola marina* (SAWADA, 1975); *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976); *Perinereis cultrifera* (KUBO und SAWADA, 1977); *Typosyllis pulchra* (HEACOX und SCHROEDER, 1981); einigen *Polydora*-Arten (RICE, 1981) und *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987). Solche Zellanordnungen, die durch Fusome verbunden sind, lassen sich auch bei Oligochaeten, z. B. Lumbriciden

(STANG-VOSS, 1972) und Hirudineen (DONIN und LANZAVECCHIA, 1974; MALECHA, 1975) nachweisen.

Diesem zweiten Typ gehört auch *Platynereis dumerilii* an. Es läßt sich zeigen, daß die Zellen einer Untereinheit eines Spermatogonienballens I durch Zellbrücken miteinander verbunden sind, die Untereinheiten gegeneinander aber durch die Ausläufer einer zentral gelegenen Hüllzelle getrennt sind. FISCHER (1975) fand vergleichbare Hüllzellen auch bei der Oogonienentwicklung dieser Art. Die einzelnen Gonienzellen der Spermatogonienballen I besitzen neben dieser Hüllzelle noch Desmosomen und teilweise längere Zellausläufer. Alle Strukturen dienen dem mechanischen Zusammenhalt der Zellen innerhalb eines Ballens. Ähnliche Zellausläufer der Spermatogonien finden sich bei *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976) und *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977). Die für *Platynereis dumerilii* charakteristische Hüllzelle wurde bei anderen Arten, bis auf eine Ausnahme, bisher nicht gefunden. Bei der Schwesterart *Platynereis massiliensis* werden für die Oogonien und Spermatogonien Hüllzellen angegeben, ihre Ultrastruktur aber nicht belegt und das Vorhandensein von Untereinheiten verneint (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987).

In der zweiten spermatogonialen Proliferationsphase ist eine Trennung einzelner Zellgruppen innerhalb eines Ballens nicht mehr vorhanden und die Gonienballen haben in ihrem morphologischen Erscheinungsbild mit o. g. Nereiden große Ähnlichkeit. Die Cytoplasmaausläufer stammen alle von den Spermatogonienzellen, die zusammen mit Desmosomen für den Zusammenhalt der Zellen eines Ballens sorgen. Eine Hüllzelle wie in der ersten spermatogonialen Phase wurde nicht mehr beobachtet.

In der Prophase I der ersten Reifeteilung wird die Synchronität aller Zellen eines Ballens, die ohne die Ausbildung von Zellbrücken nicht möglich wäre, ultrastrukturell sichtbar. Es treten in allen Keimzellen gleichzeitig synaptonemale Komplexe auf. Bei den

Nereiden *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976) und *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977) zeigen die Spermatocytenballen gleiche Ausprägungen. Während der Auflösungsphase der Spermatocytenballen in die einzelnen Spermatocyten werden die Zellbrücken aufgelöst. Durch die unvollständige Cytokinese im Verlauf der beiden meiotischen Teilungen werden zwischen den entstandenen Spermatidenzellen Cytoplasmabrücken ausgebildet, die als morphologische Grundlage für die Synchronisation der Spermiohistogenese in der Spermatidentettrade dient. Die Ausbildung eines Tetradenstadiums ist für die Familie der Nereiden typisch (SAWADA, 1984), findet sich aber z. B. auch bei dem Sabelliden *Sabella penicillum* (GRAEBNER und KRYVI, 1973 b); dem Polynoiden *Harmothoe imbricata* (DALY, 1974) und dem Sabellariiden *Phragmatopoma lapidosa* (ECKELBARGER, 1984).

Die von POTSWALD (1967) gewonnene Vorstellung der Synchronisation in der Tetrade zeigt Übereinstimmungen mit Ergebnissen an Säugerspermien (FAWCETT, 1961) und gilt seitdem als allgemeines Prinzip für die Spermatogenese bei Polychaeten (SAWADA, 1984).

Die Spermiohistogenese ist von vielen Polychaetenarten bekannt. Als Beispiele mögen einige Arbeiten aus der Familie der Nereiden dienen, mit den Arten: *Nereis japonica* (TAKASHIMA und TAKASHIMA, 1963); *Nereis limbata* (FALLON und AUSTIN, 1967); *Nereis irrorata* (DEFRETIN und WISSOCQ, 1974); *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976); *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977) und *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987). Zusammenfassende Arbeiten finden sich bei SCHROEDER und HERMANS (1975); OLIVE und CLARK (1978); SAWADA (1984) sowie FRANZEN und RICE (1988).

In den beiden anderen Annelidenklassen, den Oligochaeten und den Hirudineen, gibt es bei den ultrastrukturellen Arbeiten ähnliche Entwicklungen wie bei den Polychaeten. In den meisten Fällen wird die Spermiohistogenese und der Aufbau des reifen Spermiums dargestellt. JAMIESON et

al. (1979, 1981, 1985) und BRAIDOTTI et al. (1980, 1982) und FERRAGUTI et al. (1977, 1988) haben Oligochaeten-Spermien untersucht. Spermien verschiedener Hirudineen-Species sind von WISSOCQ und MALECHA (1974, 1975) analysiert worden.

Zu den klassischen Untersuchungen an Evertebratenspermien gehören die von RETZIUS (1904, 1905, 1909), der den einfachen und ursprünglichen Aufbau der Nereidenspermien feststellte. FRANZEN (1956, 1958) teilte die Polychaetenspermien in die Gruppe der primitiven Spermien (FRANZEN, 1977), zu denen alle Arten mit externer Befruchtung gehören und in die Gruppe der modifizierten Spermien ("aberrant type"), die bei Arten mit komplizierteren Befruchtungsformen auftreten. Das reife Spermium von *Platynereis dumerilii* gehört nach dieser Einteilung dem primitiven Typus an.

Nach SAWADA (1984) lassen sich die Akrosomformen von Polychaetenspermien in vier Klassen einteilen: "conial" (z. B. *Nereis* sp., *Perinereis* sp., *Travisia* sp., *Spirorbis mörchi*), "beret-like" (z. B. *Sabella* sp., *Hydroides* sp.), "cup-like" (z. B. *Arenicola* sp., *Cirriformia* sp.) und "pouch-like" (z. B. *Acrocirrus* sp., *Typosyllis* sp.).

Das Akrosom von *Platynereis dumerilii* ist ein Vertreter der konischen ("conial") Klasse. Es entsteht durch Verschmelzung von proakrosomalen Vesikeln, die als elektronendichte Grana von den Golgi-Apparaten im Spermatogonienballen II beginnend, abgeschnürt werden. Gleiche Entwicklungen treten bei *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976) und *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977) auf. Auch bei *Typosyllis pulchra* (HEACOX und SCHROEDER, 1981 a) werden längliche elektronendichte Vesikel in den Spermatogonien als Vorläufer der proakrosomalen Grana angesehen. Bei *Spirorbis mörchi* (POTSWALD, 1967) treten wie bei *Arenicola brasiliensis* (SAWADA, 1975); *Sabella penicillum* (KRYVI und GRAEBNER, 1975); *Fabricia sabella* (FRANZEN, 1975); *Dinophilus* sp. (FRANZEN, 1977) und

Travisia japonica (OCHI et al., 1977) proakrosomale Vesikel erst in frühen Spermatiden auf, die anschließend zu einem großen proakrosomalem Vesikel verschmelzen.

Eine weitere auffallende Struktur im reifen Spermium von *Platynereis dumerilii* ist der Achsenfaden ("acrosomal rod"), der aus einem Bündel von Filamenten besteht und Kern und Akrosom stark einbuchtet. Nachgewiesen wurde diese Struktur bei den meisten Nereiden, z. B. *Nereis japonica* (TAKASHIMA und TAKASHIMA, 1963; SATO und OSANAI, 1986); *Nereis limbata* (FALLON und AUSTIN, 1967); *Nereis virens* (BASS und BRAFIELD, 1972); *Nereis irrorata* und *Nereis diversicolor* (BERTOUT, 1976); *Perinereis brevicirris* (KUBO und SAWADA, 1977) und *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987).

Beim Nereiden *Tylorrhynchus heterochaetus* (SATO und OSANAI, 1983) fehlt der Achsenfaden.

Bei Arten aus anderen Familien, wie *Sabellaria alveolata* (PASTELLS, 1965); *Travisia japonica* (OCHI et al., 1977) und *Idantyrus pennatus* (ROUSE, 1986) finden sich ähnliche Strukturen. Der Achsenfaden stellt den Vorläufer des Akrosomfadens dar, der bei der Besamung für einen ersten Kontakt zwischen den Plasmalemmata von Spermium und Eizelle sorgt (TAKASHIMA und TAKASHIMA, 1963; FALLON und AUSTIN, 1967; OCHI et al., 1977; ECKELBARGER, 1984).

Im ausgereiften Spermium nimmt das Kernvolumen durch die immer stärkere Kondensation des Kernmaterials während der Spermiohistogenese bis zu einem Zehntel der Ausgangsgröße ab (SAWADA, 1984). Bei Arten der Gattungen *Spirorbis* (POTSWALD, 1967; PICARD, 1980); *Protodrilus* (FRANZEN, 1977); *Polydora* und *Streblospio* (RICE, 1981) treten neben der fortschreitenden Chromatinkondensation fibrillen- oder lamellenartige Strukturen des Heterochromatins auf. Dagegen findet man bei den meisten Nereiden die Verteilung des Chromatins in amorphe oder granuläre Strukturen, mit teilweise chromatinfreien Bereichen (FALLON und AUSTIN, 1967; BASS und BRAFIELD,

1972; DEFRETIN und WISSOCQ, 1974; BERTOUT, 1976; KUBO und SAWADA, 1977; PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987), so auch bei *Platynereis dumerilii*.

Ein ähnliches Erscheinungsbild zeigen außerdem *Sabella penicillum* (GRAEBNER und KRYVI, 1973 a, b); *Arenicola brasiliensis* (SAWADA, 1975); *Typosyllis pulchra* (HEACOX und SCHROEDER, 1981 a) und *Phragmatopoma lapidosa* (ECKELBARGER, 1984).

Das Mittelstück der modifizierten Spermien ist lang und kann kompliziert gebaut sein (FRANZEN, 1975; RICE, 1981). Es kann unterschiedlichste Anzahlen von Mitochondrien besitzen, die sich in Form und Größe unterscheiden können.

Die bei *Platynereis dumerilii* vorgefundenen vier Mitochondrien entsprechen der üblichen Anzahl (vier bis sechs) in den Mittelstücken primitiver Spermien (SAWADA, 1984). Nach FRANZEN (1956) sind sie durch Fusion aus vielen kleinen Mitochondrien entstanden. Auf Querschnitten in Höhe des Basalkörpers lassen sich die großen, längs angeschnittenen Mitochondrien gut erkennen.

Im reifen Spermium von *Platynereis dumerilii* befinden sich zwei Centriole, von denen das distal gelegene den Basalkörper der Geißel bildet, das proximale lateral davon gelegen ist.

Zwei Centriole findet man in Spermien vieler Polychaetengattungen (z. B. *Arenicola*, *Travisia*, *Cirriformia*, *Hydroides*), und oft hat nur das distale als Basalkörper eine Funktion, wie bei *Nereis diversicolor*; *Perinereis brevicirris* (SAWADA, 1984).

Bei *Polydora ligni*, *Polydora websteri*, *Polydora socialis* und *Streblospio benedicti* (RICE, 1981) schmelzen proximales und distales Centriol zusammen und bilden gemeinsam den Basalkörper des Flagellums.

Querschnitte durch die Geißel des Spermiums von *Platynereis dumerilii* zeigen das typische 9+2 Muster der Mikrotubuli. Als Besonderheit dagegen sind laterale Membranverbreiterungen im proximalen Flagellenteil zu nen-

nen, die auch bei *Platynereis massiliensis* (PFANNENSTIEL et al., 1987; LÜCHT, 1987) beschrieben werden. Diese könnten als "undulierende" Membran beim Schwimmvorgang der Spermien eine Rolle spielen.

Innerhalb der Klasse der Polychaeten gibt es aber auch noch andere Möglichkeiten der Geißel- und Mikrotubulimusterausprägung. Bei *Myzostoma cirriferum* haben die Spermiengeißeln ein 9+0 Muster (AFZELIUS, 1983). Ebenso bei *Tomopteris helgolandica* (FRANZEN, 1982 b), wo zwei bewegliche Flagellen vorhanden sind, die von zwei Basalkörpern abstammen.

Die Modifizierung des primitiven Spermientypus bei vielen anderen Arten schließt oft eine Rückentwicklung der Geißel ein. Nach FRANZEN (1956) korrelieren häufig die modifizierten Spermien mit der Reproduktionsweise der entsprechenden Art. Die Spermien werden nicht mehr einfach ins Medium entlassen, sondern durch verschieden ausgeprägte Spermientransfers auf die Weibchen übertragen. Dabei wird eine funktionsfähige, bewegliche Geißel nicht mehr benötigt.

Bei *Ophryotrocha puerilis*, deren Fortpflanzungsweise als "Pseudokopulation" beschrieben wird, besteht das Flagellum, das als "flagellar equivalent" bezeichnet wird (TROYER und SCHWAGER, 1979), nur noch aus einer im rechten Winkel zum Akrosom stehenden Struktur (Durchmesser ca. 0.2 µm) mit acht bis 16 Mikrotubuli. BERRUTI et al. (1978) fanden bei anderen *Ophryotrocha*-Arten keine Flagellarstruktur im reifen Spermium.

Auch in der Familie der Histrobdeleididae fanden JAMIESON et al. (1985) zwei Arten, deren Spermien keine Centriole und keine Flagellen besitzen.

Bei *Pisione remota* findet zur Fortpflanzung eine Kopulation statt, die durch weibliche Geschlechtsporen ermöglicht wird. WESTHEIDE (1988) kann auch bei dieser Art das völlige Fehlen von Flagellarstrukturen aufzeigen.

6.3. Coelomocyten

Neben freien Gametogenesestadien im Coelomraum wurden bei *Platynereis dumerilii* weitere Coelomzellen gefunden und charakterisiert. Die Hauptmasse aller Coelomocyten machen die Elaeocyten aus. Bei vielen Polychaetenarten werden Zellen unter der Bezeichnung "Elaeocyten" beschrieben, wie z. B. aus den Familien der Nereiden, Euniciden, Sabelliden, Serpuliden und Terebelliden. In Arenicoliden, Glyceriden, Sylliden und Nephtyiden werden sie nicht erwähnt (DALES und DIXON, 1981).

Ultrastrukturelle Untersuchungen finden sich lediglich bei *Perinereis cultrifera*, *Nereis pelagica*, *Nereis diversicolor* (DHAINAUT, 1966, 1970, 1984); *Nereis succinea* (BASKIN, 1974) und *Nicolea zostericola* (ECKELBARGER, 1976). Charakteristisches Merkmal für diesen Zelltyp ist die große, mit homogener Substanz gefüllte Vakuole, Lipidtropfen und Bereiche mit Glykogenansammlungen.

Bei Elaeocyten weiblicher Tiere von *Nereis pelagica* (DHAINAUT, 1966) und *Nereis grubei* (SCHROEDER, 1967) erhöht sich während der sexuellen Reifung die Anzahl der Nucleoli und es kommt zur Ausbildung eines ausgedehnten rauen Netzwerkes aus endoplasmatischem Reticulum. Bei Männchen finden diese Veränderungen nicht statt (DHAINAUT, 1970). Ähnliche Veränderungen der Elaeocyten trifft man auch während der Oogenese von *Nicolea zostericola* an (ECKELBARGER, 1976).

Allgemein werden diese Zellen als pinocytosefähig angesehen (DHAINAUT und PORCHET-HENNERE, 1988). Im männlichen Geschlecht ist die bisher eindeutig nachweisbare Aufgabe die Phagocytose von Muskelfragmenten, die während somatischer Umdifferenzierungen ins Coelom entlassen werden. BASKIN (1974) und DHAINAUT (1984) zeigen, daß die Elaeocyten Rezeptoren besitzen müssen, die abzubauen Muskeln von persistierenden Muskeln unterscheiden können.

Im weiblichen Geschlecht spielen Elaeocyten eine bedeutende Rolle bei der Vitellogenese. DHAINAUT (1967) zeigt die autosynthetische Vitellogenese der Oocyten bei Nereiden durch die Aufnahme von radioaktiven Aminosäuren. FISCHER (1979); FISCHER und SCHMITZ (1981); FISCHER und DHAINAUT (1985) und BAERT (1985, 1986) belegen einen zweiten Stoffwechselweg, bei dem die Elaeocyten Vitellogenin produzieren. Neben der autosynthetischen Vitellogenese gibt es also einen heterosynthetisch ablaufenden Vorgang (FISCHER et al., 1984; BAERT und SLOMIANNY, 1987). Der Nachweis der Rolle der Elaeocyten während der Vitellogenese konnte bisher nur an Nereiden geführt werden.

Bei *Platynereis dumerilii* treten, wie auch bei vielen anderen Anneliden, weitere Coelomocytentypen auf. Leider ist die Nomenklatur dieser verschiedenen Zellen nicht eindeutig festgelegt. So werden unterschiedlichste Begriffe wie Leucocyten, Phagocyten, Amoebocyten, Lymphocyten, Chloragogenzellen, Elaeocyten u. a. nebeneinander angewendet und synonym für gleiche Zelltypen verwendet. Etwas Ordnung versuchte DALES (1961, 1964) zu schaffen, der folgerte, daß die verschiedenen Coelomocyten in *Sabella sp.* und *Amphitrite johnstoni* verschiedene Stadien im Entwicklungsverlauf eines einzigen Zelltyps darstellen. BASKIN (1974) schlägt als Lösung für die Vereinheitlichung der Nomenklatur vor, wie bei den Insektenhaemocyten (SCHARRER, 1972) mehr die unterschiedliche Struktur, Arbeitsteilung und Funktionsunterschiede eines Basiszelltyps zu berücksichtigen, als an einer strengen Klassifikation einzelner Zelltypen festzuhalten.

Die Ergebnisse der Untersuchungen an den Coelomocyten bei *Platynereis dumerilii* lassen den Schluß zu, daß es sich bei den verschiedenen Zellen nicht um ineinander umwandelbare Ausprägungen eines Basiszelltyps handelt, sondern um verschiedene Typen. Bereits zu einem frühen Zeitpunkt ihrer Entwicklung kann man sie anhand charakteristischer Strukturmerkmale voneinander unterscheiden.

Die hier vorgefundenen Coelomocyten lassen sich dabei teilweise aufgrund morphologischer Kennzeichen mit Coelomocyten anderer Polychaeten homologisieren. So wird in der Literatur der Name Granulocyte I für Zellen mit elektronendichten Grana und Mikrofilamentbündeln benutzt. In den Granulocyten II fehlen diese Mikrofilamentbündel und die Granulocyten III werden als kleine Zellen mit wenig Grana beschrieben.

Der Coelomocytentyp Granulocyte I wurde bei Arenicoliden (DALES und DIXON, 1981) und Nereiden (BASKIN, 1974) ultrastrukturell untersucht. Diesen Zelltyp findet man auch bei *Platynereis dumerilii*. Neben Mikrofilamentbündeln enthält das Cytoplasma noch Mikrotubuli und zwei Sorten cytoplasmatischer Grana. Es treten zusätzlich neben rauhem endoplasmatischem Reticulum und Glykogenansammlungen in der peripheren Zone der Zelle Vakuolen auf, die auf eine Phagocytosefunktion hindeuten.

Der Coelomocytentyp Granulocyte II wird in Terebelliden (ECKELBARGER, 1976); Arenicoliden (DALES und DIXON, 1981) und Nereiden (BASKIN, 1974; DHAINAUT, 1984) beschrieben. Bei diesem Coelomocyten fehlen die Mikrofilamentstrukturen. Die cytoplasmatischen Grana sind besonders zahlreich und lassen sich in zwei Gruppen mit unterschiedlich elektronendichter Struktur einteilen. Auch hier deuten Vakuolen auf Phagocytosefunktion hin.

Der Zelltyp Granulocyte III ist klein und besitzt nur wenige runde Grana. Er wird bei *Platynereis dumerilii* überwiegend im Hautmuskelschlauch gefunden und stellt als Progranulocyte eine noch nicht ausdifferenzierte Zelle dar. M'BERI et al. (1988) gelangten durch Untersuchungen an Zellmembranrezeptoren von Zellen aus *Nereis diversicolor* zu einer gleichartigen Klassifikation.

Neben diesen drei bei vielen Polychaetenarten auftretenden Coelomocytentypen beschreibt DHAINAUT (1984) für *Perinereis cultrifera* zwei weitere Formen, die auch bei *Platynereis dumerilii* zu finden sind.

Die Coelomocyte IV zeigt durch Ausbildung von Pseudopo-

dien und Vakuolen makrophagen Charakter. Die auftretenden Grana sind wesentlich kleiner und in geringerer Zahl vorhanden als bei den Granulocyten I und II.

Die Coelomocyte V zeichnet sich durch große, homogene Vesikel aus. Auch hier findet man peripher die typischen Phagocytosevakuolen.

Als Coelomocyte VI wird in dieser Arbeit erstmals ein Zelltyp beschrieben, der bei männlichen *Platynereis dumerilii* als sogenannte "Hüllzelle" ausschließlich in Verbindung mit den Spermatogonienballen I vorkommt. Die Coelomocyte VI liegt als einzelne somatische Zelle im Zentrum des Spermatogonienballens I. Sie besitzt einen charakteristisch aussehenden großen Kern mit wenig Karyoplasma. Vom Zellkörper gehen lange Fortsätze aus, die die einzelnen Ballenuntereinheiten und den gesamten Ballen umhüllen.

Es ist anzunehmen, daß die in Oogonienballen von *Platynereis dumerilii* gefundenen somatischen Zellelemente, die eine sehr ähnliche Struktur besitzen (FISCHER, 1975 und persönliche Mitteilung, 1989) mit diesem Coelomocytentyp VI der Männchen homolog sind.

SAWADA (1984) zeigt in einer zusammenfassenden Arbeit über die Spermatogenese bei Polychaeten eine andere, für Anneliden charakteristische Bildung auf, die Zytophore.

Dabei handelt es sich um eine in den Spermatogonienballen zentral gelegene kernlose Cytoplasmamasse, die über Cytoplasmabrücken mit den einzelnen Gonienzellen verbunden ist. Die Aufgabe der Zytophore ist die Synchronisation der Differenzierungsprozesse der Gonienzellen. Diese stehen auch noch nach den meiotischen Reifeteilungen als Spermatiden mit der Zytophore in Verbindung.

Die Funktion der Coelomocyte VI und der Zytophore läßt sich daher deutlich unterscheiden. Obwohl beide Zellbildungen zentral im Spermatogonienballen gelegen sind, hat die Coelomocyte VI keine Verbindungen mit den Gonienzellen, sondern trennt einzelne Untereinheiten voneinander. Die Zytophore dagegen steht mit den Keimzellen in Kon-

takt.

Die Coelomocyte VI besitzt einen großen Zellkern mit phasenweise deutlich ausgeprägtem Nucleolus, die Zytophore wird als kernlose Cytoplasmamasse beschrieben.

Die Coelomocyte VI zeigt im Spermatogonienballen I erste Degenerationerscheinungen und wird in der Spermatogonienballen II-Phase nicht mehr beobachtet. Die Zytophore ist meist bis zum Spermienstadium vorhanden und die reifen Spermien lösen sich erst kurz vor der Abgabe ins Medium ab.

Über die Herkunft der Coelomocyten sind bisher nur wenige Angaben zu finden. ECKELBARGER (1976) zeigt, daß die Elaeocyten bei Terebelliden von spezifischen Stellen des somatischen Peritoneums aus allen Thorakal- und einigen Abdominalsegmenten stammen. DHAINAUT (1970) stellt für einige Nereiden fest, daß die Elaeocyten vom Coelomepithel stammen und Blutgefäße in den Parapodien umschließen können. Diese Aussage deckt sich mit Untersuchungsergebnissen in der vorliegenden Arbeit. Der Ursprung aller Coelomocyten ist wie der der Gonienballen in den dorsolateralen Bereichen der Parapodiensegmente zu sehen. Von dort werden die jungen Coelomocyten teils ausdifferenziert, teils noch undifferenziert, ins Coelom entlassen. Die Lage der Coelomocyten zwischen Integument und Muskulatur läßt den Schluß zu, daß es sich um umgewandelte Coelothelzellen handelt.

Die Frage, ob auch die Coelomocytenproduktion wie die Proliferation der jungen Spermatogonienballen I einer bestimmten zeitlichen Einschränkung unterliegt, kann bisher nicht beantwortet werden.

Durch die Reibung der Zustandsbilder der einzelnen Coelomocytentypen zu unterschiedlichen Zeitpunkten der Spermatogenese bis hin zum reifen Tier lassen sich bei *Platynereis dumerilii* die morphologischen Veränderungen und das Entwicklungsschicksal jedes einzelnen Typs verfolgen.

Auch in der Klasse der Oligochaeten gibt es eine Reihe von Arbeiten an Coelomzellen, z. B. bei *Eisenia foetida* (STANG-VOSS, 1971; MORRIS, 1983; COTUK und DALES, 1984 a, b) bei *Sparganophilus tameris* (RICHARDS et al., 1981); bei *Amyntas diffrigus* (FRIEDMANN und WEISS, 1982) und *Lumbricus terrestris* (LINTHICUM et al., 1977; LAULAN et al., 1988). In einer zusammenfassenden Arbeit von JAMIESON (1988) werden Ergebnisse dieser Arbeiten mit denen von Untersuchungen an Polychaeten verglichen und Gemeinsamkeiten und Unterschiede herausgestellt.

6.4. Haemocyten

Neben den freien Coelomzellen werden in der Polychaetenliteratur auch Zellen beschrieben, die sich innerhalb der Blutgefäße befinden und als Haemocyten bezeichnet werden. Ultrastrukturell wurden bisher bei Sabelliden (KOECHLIN, 1966); Arenicoliden (JENSEN, 1974) und einigen Nereiden (DHAINAUT, 1969) Haemocyten untersucht. DHAINAUT und PORCHET-HENNERE (1988) beschreiben zwei freie Blutzelltypen und einen an die Blutgefäßwände angehefteten Typ.

Die Haemocyten I zeichnen sich durch ovale elektronendichte Grana und periphere Vakuolen aus, die sich zur Zellaußenseite hin öffnen. Die Haemocyten II haben eine runde Zellform, einen großen Kern und viele runde elektronendichte Grana. Bei *Platynereis dumerilii* ist dieser Zelltyp vorhanden (Tafel 30, Abb. 5 und 6). Daneben finden sich noch nicht ausdifferenzierte Zellen (Tafel 30, Abb. 3 und 4).

Durch experimentell erzeugte Wunden konnten DHAINAUT und PORCHET-HENNERE (1988) bei *Nereis diversicolor* zeigen, daß sich die Anzahl der Blutzellen nach Verletzung erhöht. Die auffällige strukturelle Übereinstimmung mit coelomischen Granulocyten läßt die Autoren vermuten, daß Coelomzellen in Blutgefäße dringen können und umgekehrt. BRAUNBECK und DALES (1984) belegen diese Vermutung an

Coelomocysten von *Neamphitrite figulus*, die die Wand des dorsalen Blutgefäßes durchdringen können und dann als Blutzellen nicht mehr von den anderen Zellen zu unterscheiden sind. Bei Nereiden wurde dieser Vorgang bisher nicht beobachtet. Ergebnisse vorliegender Arbeit zeigen häufig Zellen, die an dorsale Blutgefäße angelagert sind (Tafel 30, Abb. 1, 2, 3). Die Frage, ob diese noch undifferenzierten Zellen in Blutgefäße eindringen oder von Blutgefäßen ins Coelom abgegeben werden, konnte bisher nicht geklärt werden.

6.5. Chromosomensatz

Von den wenigen bisher bekannten Chromosomensätzen der Polychaeten besitzen fünf Nereidenarten 28 Chromosomen im diploiden Chromosomensatz. Nach den Ergebnissen dieser Arbeit ist *Platynereis dumerilii* die sechste Art mit 28 Chromosomen.

Eine Karyotypanalyse ist lediglich für drei der sechs Arten aufgestellt worden: *Nereis diversicolor*, *Nereis pelagica* und *Nereis virens* (CHRISTENSEN, 1980). Dabei zeigen die Karyogramme von *Nereis diversicolor* und *Nereis virens* große Übereinstimmungen. Dieses ist Ausdruck einer engen Verwandtschaftsbeziehung zwischen den beiden Arten. *Nereis pelagica* weicht in dem Karyogramm deutlich von den anderen beiden ab.

Durch eine genaue Karyotypanalyse bei *Platynereis dumerilii* könnten durch Vergleiche Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Arten aufgedeckt werden.

Auch die Frage nach einem Geschlechtschromosom ist ungeklärt. MITTWOCH (1967) zeigt, daß es neben morphologisch verschiedenen Geschlechtschromosomen in vielen Tierstämmen und Pflanzen Arten gibt, bei denen keine Chromosomenunterschiede bei Männchen und Weibchen vorhanden sind. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt durch genetische Kontrolle der Autosomen.

Bei Anneliden ist bisher nur wenig über Geschlechtschro-

mosomen bekannt. Für die Geschlechtsbestimmung liegen einige Modelle vor (Zusammenfassung bei PFANNENSTIEL, 1984).

Bei dem Polychaeten *Dinophilus gyrotilatus*, der zu der Ordnung der Archianneliden gehört, zeigt TRAUT (1970) chromosomale Unterschiede in männlichen und weiblichen Keimzellen. Während der ersten meiotischen Metaphase der primären Spermatocyten tritt ein kleines Chromosom auf, das sich deutlich von den anderen abgesetzt hat. Dieses isolierte Chromosom scheint eine X-Chromosom-Elimination darzustellen. Es entsteht ein O-Typ-Spermium in einem X-O System chromosomaler Geschlechtsbestimmung.

Auch bei *Platynereis dumerilii* könnte die Chromosomenanalyse in verschiedenen Gametogenesestadien dazu beitragen, die Frage nach autosomaler oder heterosomaler Geschlechtsbestimmung zu beantworten.

7. ZUSAMMENFASSUNG

7.1.

Die licht- und elektronenoptische Auswertung in Serie geschnittener Quer- und Frontalschnitte fixierter Segmente zeigt den Bildungs- und mutmaßlichen Ablösungsort der später frei in der Coelomflüssigkeit schwimmenden Gametogenesestadien. Das früheste gefundene Stadium sind Keimzellballen, die durch mitotische Proliferation in begrenzten Abschnitten dorsolateraler Bereiche in jedem ausdifferenzierten Parapodiensegment gebildet werden. Abgelöst werden sie nach Erreichen einer durchschnittlichen Länge von 25 μm und 18 μm Breite im Bereich der Schlingen des Dorsoparapodialgefäßes. An jedem der beiden pro Segment vorhandenen Bildungsorten entstehen in einer zeitlich begrenzten Phase mehrere Ballen, die nacheinander ins Coelom abgegeben werden. Die Frage der Keimbahn wird diskutiert.

7.2.

Nach der Ablösung der Keimzellballen findet die Spermatogenese frei in der Coelomflüssigkeit statt. Sie läßt sich in sechs Stadien einteilen:

Spermatogonienballen I	(SGB I)
Spermatogonienballen II	(SBG II)
Spermatocytenballen	(SCB)
Spermatocyte	(SC)
Tetrade	(T)
Spermium	(S)

Zu allen Entwicklungszeitpunkten befinden sich abgesehen von der frühen Spermatogonienballen I-Phase, meistens zwei Spermatogenesestadien nebeneinander in einer Coelomprobe, deren Zahlenverhältnis sich im Entwicklungsverlauf zunehmend verschiebt. Erst einen Tag vor dem eigentlichen Schwärmzeitpunkt befinden sich alle Keimzellen synchron im Stadium des reifen Spermiums.

Der Verlauf wurde in einer Zeittafel erfaßt.

7.3.

Spermatogonienballen I bestehen aus mehreren Untereinheiten, die ihrerseits teilungsaktive Spermatogonien enthalten. Während der Proliferationsphase teilen sich nur die Zellen synchron, die durch Zellbrücken innerhalb einer Untereinheit miteinander in Verbindung stehen. Der Zusammenhalt des gesamten Ballens wird neben Zellausläufern der Gonienzellen und Desmosomen durch Zellausläufer einer somatischen Zelle (Hüllzelle, Coelomocyte VI) gewährleistet, die sich sowohl zwischen die einzelnen Untereinheiten als auch um den gesamten Ballen erstrecken. Nach Anlagerung an einen jungen Ballen wird diese Hüllzelle durch aktives Eindringen und Umwachsung durch die Keimzellen zum Mittelpunkt des ausgewachsenen Spermatogonienballens I, der am Ende durchschnittlich 114 μm lang und 85 μm breit ist.

Das Spermatogonienballen I-Stadium kann ein bis mehrere Monate dauern und ist das zeitlich variabelste der gesamten Spermatogenese.

7.4.

Jede Untereinheit eines Spermatogonienballens I bildet nach Ballenauflösung das Anfangsstadium eines Spermatogonienballens II. Während der Proliferationsphase findet man innerhalb der Ballen nur in partiellen Bereichen synchrone Mitosestadien. Die durchschnittliche Endgröße liegt bei 100 μm Länge und 80 μm Breite. Eine Hüllzelle wie im Spermatogonienballen I ist nicht vorhanden, Haftstrukturen werden nur in Form von Desmosomen und Cytoplasmaausläufern der Gonienzellen gebildet. Neben typischen Zellorganellen werden vermehrt elektronendichte Vesikel von den Golgi-Apparaten abgeschnürt, die später als proakrosomale Vesikel bei der Akrosombildung Bedeutung erlangen.

Das Spermatogonienballen II-Stadium dauert im Mittel 24 Tage.

7. ZUSAMMENFASSUNG

7.1.

Die licht- und elektronenoptische Auswertung in Serie geschnittener Quer- und Frontalschnitte fixierter Segmente zeigt den Bildungs- und mutmaßlichen Ablösungsort der später frei in der Coelomflüssigkeit schwimmenden Gametogenesestadien. Das früheste gefundene Stadium sind Keimzellballen, die durch mitotische Proliferation in begrenzten Abschnitten dorsolateraler Bereiche in jedem ausdifferenzierten Parapodiensegment gebildet werden. Abgelöst werden sie nach Erreichen einer durchschnittlichen Länge von 25 μm und 18 μm Breite im Bereich der Schlingen des Dorsoparapodialgefäßes. An jedem der beiden pro Segment vorhandenen Bildungsorten entstehen in einer zeitlich begrenzten Phase mehrere Ballen, die nacheinander ins Coelom abgegeben werden. Die Frage der Keimbahn wird diskutiert.

7.2.

Nach der Ablösung der Keimzellballen findet die Spermatogenese frei in der Coelomflüssigkeit statt. Sie läßt sich in sechs Stadien einteilen:

Spermatogonienballen I	(SGB I)
Spermatogonienballen II	(SGB II)
Spermatocytenballen	(SCB)
Spermatocyte	(SC)
Tetrade	(T)
Spermium	(S)

Zu allen Entwicklungszeitpunkten befinden sich abgesehen von der frühen Spermatogonienballen I-Phase, meistens zwei Spermatogenesestadien nebeneinander in einer Coelomprobe, deren Zahlenverhältnis sich im Entwicklungsverlauf zunehmend verschiebt. Erst einen Tag vor dem eigentlichen Schwärmzeitpunkt befinden sich alle Keimzellen synchron im Stadium des reifen Spermiums. Der Verlauf wurde in einer Zeittafel erfaßt.

7.3.

Spermatogonienballen I bestehen aus mehreren Untereinheiten, die ihrerseits teilungsaktive Spermatogonien enthalten. Während der Proliferationsphase teilen sich nur die Zellen synchron, die durch Zellbrücken innerhalb einer Untereinheit miteinander in Verbindung stehen. Der Zusammenhalt des gesamten Ballens wird neben Zellausläufern der Gonienzellen und Desmosomen durch Zellausläufer einer somatischen Zelle (Hüllzelle, Coelomocyte VI) gewährleistet, die sich sowohl zwischen die einzelnen Untereinheiten als auch um den gesamten Ballen erstrecken. Nach Anlagerung an einen jungen Ballen wird diese Hüllzelle durch aktives Eindringen und Umwachsung durch die Keimzellen zum Mittelpunkt des ausgewachsenen Spermatogonienballens I, der am Ende durchschnittlich 114 μm lang und 85 μm breit ist.

Das Spermatogonienballen I-Stadium kann ein bis mehrere Monate dauern und ist das zeitlich variabelste der gesamten Spermatogenese.

7.4.

Jede Untereinheit eines Spermatogonienballens I bildet nach Ballenauflösung das Anfangsstadium eines Spermatogonienballens II. Während der Proliferationsphase findet man innerhalb der Ballen nur in partiellen Bereichen synchrone Mitosestadien. Die durchschnittliche Endgröße liegt bei 100 μm Länge und 80 μm Breite. Eine Hüllzelle wie im Spermatogonienballen I ist nicht vorhanden, Haftstrukturen werden nur in Form von Desmosomen und Cytoplasmaausläufern der Gonienzellen gebildet. Neben typischen Zellorganellen werden vermehrt elektronendichte Vesikel von den Golgi-Apparaten abgeschnürt, die später als proakrosomale Vesikel bei der Akrosombildung Bedeutung erlangen.

Das Spermatogonienballen II-Stadium dauert im Mittel 24 Tage.

7.5.

Der Übergang zum Spermatocytenballen-Stadium ist lichtmikroskopisch gekennzeichnet durch eine Veränderung der Oberflächenstruktur der Ballen. Sie ergibt sich aus der Abrundung der Apices der einzelnen Zellen. Das Auftreten synaptonemaler Komplexe belegt, daß sich die Zellen in der Prophase der ersten Reifeteilung befinden und somit Spermatocyten I. Ordnung sind. Die Größe der proakrosomalen Vesikel hat teilweise durch Fusion zugenommen. Die cytoplasmatischen Haftstrukturen verkürzen sich gegen Ende dieser Phase, nach durchschnittlich elf Tagen. Die Endgröße der Spermatocytenballen entspricht der der Spermatogonienballen II. Die Ballen entlassen bei ihrer Auflösung, die 24 bis 48 Stunden dauert, zuerst die peripheren Spermatocyten als Einzelzellen ins Coelom.

7.6.

Die weiteren Reifeteilungsschritte laufen in den Spermatocyten ab, die aus den Spermatocytenballen abgelöst wurden. Unvollständige Cytokinese bei beiden Reifeteilungen führt zu einem durch Zellbrücken verknüpften Spermatidentetraden-Stadium. Dabei werden die bis zur Spermatocytenballen-Phase gebildeten proakrosomalen Vesikel gleichmäßig auf die vier Tetradenzellen verteilt. Jede der beiden Reifeteilungen dauert im Durchschnitt nur 20 Minuten.

7.7.

Die anschließende Spermiohistogenese kann durch die Ausbildung der Zellbrücken in der Spermatidentettrade synchron ablaufen. Nach Fusion der proakrosomalen Vesikel entstehen zunächst flache Scheiben, aus denen das Akrosom zu seiner Endform gebildet wird. Neben der zunehmenden Kondensation des Chromatins wächst vom posterioren Ende jeder Spermatide eine Geißel aus, die für die Beweglichkeit der Tetrade verantwortlich ist.

7.8.

Einen Tag vor dem Schwärmtermin zerfallen die Tetraden in voll ausdifferenzierte reife Spermien, die morphologisch dem "primitiven Typ" entsprechen. Zusätzliche charakteristische Merkmale sind das nicht vollständig homogen verteilte Kernmaterial, ein bis kurz vor das posteriore Ende des Kerns verlaufender Achsenfaden, vier durch Fusion entstandene Mitochondrien, zwei Centriole, von denen die distal gelegene den Ausgangspunkt der Geißel bildet und zwei im proximalen Abschnitt der Flagelle vorhandene laterale Membranverbreiterungen.

7.9.

Der Vergleich zwischen den jahrelang ingezüchteten Labortieren und der F_1 -Nachzucht von Wildtieren in Bezug auf Schwärmverteilung gegen die Zeit und Größe und Verteilung der Spermatogenesestadien beider Zuchten ergibt keine signifikanten Unterschiede. Das konstante Längen-Breiten-Verhältnis der Ballen in allen Stadien deutet auf ein übereinstimmendes Proliferationsmuster.

7.10.

Im Coelom treten neben den verschiedenen Gametogenesestadien weitere charakteristische Zelltypen auf, die als Coelomocyten zusammengefaßt werden. Die Hauptmasse bilden die schon vor den jungen Spermatogonienballen I im Coelom vorhandenen Elaeocyten, deren bisher einzige nachweisbare Aufgabe im männlichen Geschlecht die Phagocytose von Muskelfragmenten ist. Die als Granulocyten I, II und III bezeichneten Zelltypen haben laut Literatur, ebenso wie die Coelomocyten IV und V, aufgrund des Vorhandenseins vieler unterschiedlich ausgeprägter Phagocytosevakuolen, Abwehrfunktion. Ein als Coelomocyte VI bezeichneter Coelomzelltyp hat als Hüllzelle Bedeutung für den Zusammenhalt der Spermatogonienballen I. Alle Coelomocyten stammen aus ähnlichen Bereichen der Körperwand, aus denen auch die Keimzellen sprossen. Die mei-

sten treten parallel mit den ersten Spermatogeneseballen frei im Coelom auf.

Ihr Ursprung wird, ebenso wie die Frage, ob auch freie Blutzellen durch Übergang ins Coelom zu Coelomocyten werden, insgesamt diskutiert.

7.11.

Die Chromosomenzahlbestimmung ergibt für *Platynereis dumerilii* einen haploiden Chromosomensatz von 14 Chromosomen.

8. LITERATURVERZEICHNIS

- AFZELIUS, B. A.: The spermatozoon of *Myzostomum cirriferum* (Annelida, Myzostomidae); J. Ultrastruct. Res. 83, 58-68 (1983)
- AKESSON, B.: The embryology of *Tomopteris helgolandica* (Polychaeta); Acta zool. Stockh. 43, 135-199 (1962)
- AKESSON, B.: The embryology of the polychaete *Eunice kobiensis*; Acta zool. Stockh. 48, 141-192 (1967)
- AKESSON, B.: Morphology and life history of *Ophryotrocha maculata* sp. n. (Polychaeta, Dorvilleidae); Zool. Scr. 2, 141-144 (1973 a)
- AKESSON, B.: Reproduction and larval morphology of five *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae); Zool. Scr. 2, 145-155 (1973 b)
- ANDERSON, D. T.: The comparative embryology of the polychaeta; Acta zool. Stockh. 47, 1-42 (1966)
- BAERT, J.-L.: Multiple forms of vitellin in young oocytes of *Perinereis cultrifera* (Polychaeta, Annelida): occurrence and relation to vitellin maturation in the oocyte; Comp. Biochem. Physiol. 81 B, No 4, 851-856 (1985)
- BAERT, J.-L.: Evidence for vitellin maturation within oocytes of *Perinereis cultrifera* (Polychaeta, Annelida); Comp. Biochem. Physiol. 83 B, No 4, 847-853 (1986)
- BAERT, J.-L.; SLOMIANNY, M. C.: Heterosynthetic origin of the major yolk protein, vitellin, in an nereid, *Perinereis cultrifera* (Polychaeta, Annelida); Comp. Biochem. Physiol. 88 B, No 4, 1191-1199 (1987)
- BASKIN, D. G.: The coelomocytes of nereid polychaetes; Contemp. Top. Immunobiol. 4, 55-65 (1974)
- BASS, N. R.; BRAFIELD, A. E.: The life-cycle of the polychaete *Nereis virens*; J. mar. biol. Ass. U. K. 52, 701-726 (1972)
- BERRUTI, G.; FERRAGUTI, M.; DONIN, C. L.: The aflagellate spermatozoon of *Ophryotrocha*: a line of evolution of fertilization among polychaetes; Gam. Res. 1, 287-292 (1978)

- BERTOUT, M.: Relations entre l'évolution du nucléole de l'activité endocrine cérébrale au cours de l'ovogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète) dans les conditions naturelles et expérimentales; Roux's Arch. Dev. Biol. 173, 183-207 (1973)
- BERTOUT, M.: Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète); 1. Evolution du cytoplasme et élaboration de l'acrocome; J. Microsc. Biol. Cell 25, 87-94 (1976)
- BERTOUT, M.: Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète); 2. Etude morphologique et autoradiographique de l'évolution du noyau; Biol. Cell. 30, 211-216 (1977)
- BERTOUT, M.: L'évolution du noyau au cours de la gamétogenèse et son contrôle par l'hormone cérébrale chez les Nereidae; Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur des Sciences Naturelle, Université des Sciences et Techniques de Lille, 519 (1981)
- BERTOUT, M.: Syntheses of nucleic acids during spermatogenesis in *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta): a quantitative autoradiographic study; J. Exp. Zool. 226, 143-149 (1983 a)
- BERTOUT, M.: Endocrine regulation of spermatogenesis in *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta): experimental study of the control of meiotic differentiation; J. Exp. Zool. 226, 151-161 (1983 b)
- BERTOUT, M.: Spermatogenesis in *Nereis* as a model for the study of endocrine control of meiosis; Fortschr. Zool. 29, 115-122 (1984)
- BOES, J.: Cytologische Untersuchungen zur Spermatogenese bei *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta) unter normalen und experimentell veränderten endokrinen Bedingungen; Diplomarbeit, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie und Parasitologie, Ruhr-Universität Bochum (1986)
- PRAFIELD, A. E.; CHAPMAN, G.: Gametogenesis and breeding in a natural population of *Nereis virens*; J. mar. biol. Ass. U. K. 47, 619-627 (1967)
- BRAIDOTTI, P.; FERRAGUTI, M.; FLEMING, T. P.: Cell junctions between spermatozoa flagella within the spermatozeugmata of *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta); J. Ultrastruct. Res. 73, 209-209 (1980)

- BRAIDOTTI, P.; FERRAGUTI, M.: Two sperm types in the spermatozoegmata of *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta), J. Morph. 171, 123-136 (1982)
- BRAUNBECK, T.; DALES, R. P.: The roll of the heart-body and of the extravasal tissue in disposal of foreign cell in two polychaete annelids; Tissue & Cell 16, No 4, 557-563 (1984)
- CHRISTENSEN, B.: Annelida; Animal cytogenetics 2, Gehrüder Bornträger Berlin - Stuttgart (1980)
- CLARK, R. B.; OLIVE, P. J. W.: Recent advances in polychaete endocrinology and reproductive biology; Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol. 11, 176-222 (1973)
- COTUK, A.; DALES, R. P.: The effect of the coelomic fluid of the earthworm *Eisenia foetida* Sav. on certain bacteria and the role of the coelomocytes in internal defence; Comp. Biochem. Physiol. 78A, No 2, 271-275 (1984 a)
- COTUK, A.; DALES, R. P.: Lysozyme activity in the coelomic fluid and coelomocytes of the earthworm *Eisenia foetida* Sav. in relation to bacterial infection; Comp. Biochem. Physiol. 78A, No 3, 469-474 (1984 b)
- DALES, R. P.: The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O. F. Müller; J. mar. biol. Ass. U. K. 29, 321-360 (1950)
- DALES, R. P.: The coelomic and peritoneal cell systems of some sabellid polychaetes; Q. Jl. microsc. Sci. 102, 327-346 (1961)
- DALES, R. P.: The coelomocytes of the terebellid polychaete *Amphitrite johnstoni*; Q. Jl. microsc. Sci. 105, 263-279 (1964)
- DALES, R. P.; DIXON, L. R. J.: Polychaetes In: Invertebrate blood cells; Eds.: Ratcliffe, N. A.; Rowley, A. F.; Acad. Press, New York, 1, 35-74 (1981)
- DALY, J. M.: The maturation and breeding biology of *Harmothoe imbricate* (Polychaeta, Polynoidae); Int. J. on life in Oce. and Coa. Wat. 12, No 1, 53-66 (1972)
- DALY, J. M.: Gametogenesis in *Harmothoe imbricata* (Polychaeta, Polynoidae); Mar. Biol. 25, 35-40 (1974)

- BERTOUT, M.: Relations entre l'évolution du nucléole de l'activité endocrine cérébrale au cours de l'ovogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète) dans les conditions naturelles et expérimentales; Roux's Arch. Dev. Biol. 172, 183-207 (1977)
- BERTOUT, M.: Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète); 1. Evolution du cytoplasme et élaboration de l'acrocome; J. Microsc. Biol. Cell 25, 87-94 (1976)
- BERTOUT, M.: Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide, Polychète); 2. Etude morphologique et autoradiographique de l'évolution du noyau; Biol. Cell. 20, 211-216 (1977)
- BERTOUT, M.: L'évolution du noyau au cours de la gamétogenèse et son contrôle par l'hormone cérébrale chez les Nereidae; Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur des Sciences Naturelle, Université des Sciences et Techniques de Lille, 519 (1981)
- BERTOUT, M.: Syntheses of nucleic acids during spermatogenesis in *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta): a quantitative autoradiographic study; J. Exp. Zool. 226, 143-149 (1982 a)
- BERTOUT, M.: Endocrine regulation of spermatogenesis in *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta): experimental study of the control of meiotic differentiation; J. Exp. Zool. 226, 151-161 (1983 b)
- BERTOUT, M.: Spermatogenesis in *Nereis* as a model for the study of endocrine control of meiosis; Fortschr. Zool. 29, 115-122 (1984)
- BOES, J.: Cytologische Untersuchungen zur Spermatogenese bei *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta) unter normalen und experimentell veränderten endokrinen Bedingungen; Diplomarbeit, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie und Parasitologie, Ruhr-Universität Bochum (1986)
- PRAEFIELD, A. E.; CHAPMAN, G.: Gametogenesis and breeding in a natural population of *Nereis virens*; J. mar. biol. Ass. U. K. 47, 619-627 (1967)
- BRAIDOTTI, P.; FERRAGUTI, M.; FLEMING, T. P.: Cell junctions between spermatozoa flagella within the spermatozeugmata of *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta); J. Ultrastruct. Res. 73, 299-309 (1980)

- BRAIDOTTI, P.; FERRAGUTI, M.: Two sperm types in the spermatozeugmata of *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta), *J. Morph.* 171, 123-136 (1982)
- BRAUNBECK, T.; DALES, R. P.: The roll of the heart-body and of the extravasal tissue in disposal of foreign cell in two polychaete annelids; *Tissue & Cell* 16, No 4, 557-563 (1984)
- CHRISTENSEN, B.: Annelida; Animal cytogenetics 2, Gebrüder Bornträger Berlin - Stuttgart (1980)
- CLARK, P. B.; OLIVE, P. J. W.: Recent advances in polychaete endocrinology and reproductive biology; *Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.* 11, 176-222 (1973)
- COTUK, A.; DALES, R. P.: The effect of the coelomic fluid of the earthworm *Eisenia foetida* Sav. on certain bacteria and the role of the coelomocytes in internal defence; *Comp. Biochem. Physiol.* 78 A, No 2, 271-275 (1984 a)
- COTUK, A.; DALES, R. P.: Lysozyme activity in the coelomic fluid and coelomocytes of the earthworm *Eisenia foetida* Sav. in relation to bacterial infection; *Comp. Biochem. Physiol.* 78 A, No 3, 469-474 (1984 b)
- DALES, R. P.: The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O. F. Müller; *J. mar. biol. Ass. U. K.* 29, 321-360 (1950)
- DALES, R. P.: The coelomic and peritoneal cell systems of some sabellid polychaetes; *Q. Jl. microsc. Sci.* 102, 327-346 (1961)
- DALES, R. P.: The coelomocytes of the terebellid polychaete *Amphitrite johnstoni*; *Q. Jl. microsc. Sci.* 105, 263-279 (1964)
- DALES, R. P.; DIXON, L. R. J.: Polychaetes In: *Invertebrate blood cells*; Eds.: Ratcliffe, N. A.; Rowley, A. F.; Acad. Press, New York, 1, 35-74 (1981)
- DALY, J. M.: The maturation and breeding biology of *Harmothoe imbricate* (Polychaeta, Polynoidae); *Int. J. on life in Oce. and Coa. Wat.* 12, No 1, 53-66 (1972)
- DALY, J. M.: Gametogenesis in *Harmothoe imbricata* (Polychaeta, Polynoidae); *Mar. Biol.* 25, 35-40 (1974)

- DALY, T. M.; GOLDING, D. W.: A description of the spermatheca of *Spirorbis spirorbis* (L.) (Polychaeta, Serpulidae) and evidence for a novel mode of sperm transmission; J. mar. biol. Ass. U. K. 57, 219-227 (1977)
- DEFRETTIN, P.: Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermatogenèse; Ann. Inst. Océanogr. Monaco 24, 117-257 (1949)
- DEFRETTIN, P.; WISSOCQ, J. C.: Le spermatozoïde de *Nereis incognita* Malmgren (Annélide, Polychète); J. Ultrastruct. Res. 47, No 2, 196-213 (1974)
- DEHORNE, A.: Nouvelles recherches sur les mitoses de maturation de *Sabellaria spinulosa* Leuck.; C. R. Acad. Sci. (Paris) 156, 485-487 (1913)
- DEHORNE, A.: Histolyse et phagocytose musculaires dans le coelome des Néréides à maturité sexuelle; C. R. Acad. Sci. (Paris) 174, 1043-1045 (1922)
- DEHORNE, A.: Observations sur *Lagis koreni*: Hermaphroditisme; formations paramyéliniques dans l'ovule; cellules néphridiennes avec capsules à corps central; C. R. Acad. Sci. (Paris) 181, 432-434 (1925)
- DEHORNE, A.: Le cycle reproducteur annuel de *Dodecaceria concharum* au Portel. La schizométabérie. C. R. Acad. Sci. (Paris) 184, 547-549 (1927)
- DHAINAUT, A.: Étude ultrastructurale de l'évolution des éléocytes chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète) à l'approche de la maturité sexuelle; C. R. Acad. Sci. (Paris) 262, 2740-2743 (1966)
- DHAINAUT, A.: Étude de la vitellogenèse chez *Nereis diversicolor* (O. F. Müller) (Annélide Polychète) par autoradiographie à haute résolution; C. R. Acad. Sci. (Paris) 265D, 424-436 (1967)
- DHAINAUT, A.: Étude ultrastructurale des cellules sanguines de *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide Polychète); C. R. Acad. Sci. (Paris) 268D, 711-712 (1969)
- DHAINAUT, A.: Étude en microscopie électronique et par autoradiographie à haute résolution des extrusions nucléaires au cours de l'ovogenèse de *Nereis pelagica* (Annélide Polychète); J. Microsc. 9, 99-112 (1970)

- DHAINAUT, A.: Aspects cytophysiologiques des coelomocytes de Néréidiens (Annélides Polychètes); Archs. Anat. microsc. Morph. exp. 73, 133-150 (1984)
- DHAINAUT, A.; PORCHET-HENNERE, E.: Haemocytes and coelomocytes In: The Ultrastructure of Polychaeta; Eds.: Westheide, W.; Hermans, C. O.; Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York 215-230 (1988)
- DE QUATREFAGES, A.: Sur la distinction des sexes dans divers Annélides; C. R. Acad. Sci. (Paris) 17, 423 (1843)
- DONIN, C. L. L.; LANZAVECCHIA, G.: Morphogenetic effects of microtubules. III. Spermatogenesis in Annelida Hirudinea; J. Submicrosc. Cytol. 6, 245-259 (1974)
- DORRESTEIJN, A. W. C.; BORNEWASSER, H.; FISCHER, A.: A correlative study of experimentally changed first cleavage and Janus development in the trunk of *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta); Roux's Arch. Dev. Biol. 196, No 1, 51-58 (1987)
- DORRESTEIJN, A. W. C.; FISCHER, A.: The process of early development; In: The Ultrastructure of Polychaeta; Eds. Westheide, W.; Hermans, C. O.; Microfauna Marina 4, 335-352 Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York (1988)
- DORSETT, D. A.: Reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnst.); J. mar. biol. Ass. U. K. 41, 383-396 (1961)
- DROSSARD, I.: Zum Problem der Rückkopplung zwischen Keimzellen, somatischen Zellen und neurokrinem System während der Geschlechtsreifung bei *Platynereis dumerilii*; Diplomarbeit, Inst. f. Entwicklungsphysiologie, Universität Köln (1976)
- DURCHON, M.: Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes: l'épitoquie et la stolonisation; Ann. Sci. Nat. (Zool.) 14, 119-206 (1952)
- DURCHON, M.: L'endocrinologie chez les annélides polychètes; Bull. Soc. Zool. Fr. 85, 275-301 (1960)
- DURCHON, M.: Modalités du déterminisme hormonal de la maturation sexuelle chez les Néréidiens (Annélides Polychètes); Pubbl. Staz. Zool. Napoli 39, 510-531 (1975)

- DURCHON, M.: Perspectives in the physiology of epitokous metamorphosis in polychaetes; *Fortschr. Zool.* 29, 9-16 (1984)
- DURCHON, M.; PORCHET, M.: Premières données quantitatives sur l'activité endocrine du cerveau de Néréidiens au cours de leur cycle sexuel; *Gen. Comp. Endocrinol.* 16, 555-565 (1971)
- ECKREBS, W. R.: An ultrastructural analysis of cytoplasmatic localization in *Chaetopterus pergamentaceus*; *Biol. Bull.* 160, 228-239 (1981)
- ECKELBARGER, K. J.: A light and electron microscope investigation of gametogenesis in *Nicolea zostericola* (Polychaeta, Terebellidae); *Mar. Biol.* 30, 353-370 (1975)
- ECKELBARGER, K. J.: Origin and development of the trophocytes of *Nicolea zostericola* (Polychaeta, Terebellidae) with a discussion of their possible role in oogenesis; *Mar. Biol.* 36, 169-182 (1976)
- ECKELBARGER, K. J.: Oogenesis in *Streblospio benedicti*: heterosynthetic yolk production in a "pollution indicator" polychaete; *A. Mtg. Am. Soc. Zool.* 19, 662 (1979 a)
- ECKELBARGER, K. J.: Ultrastructural evidence for both autotrophic and heterotrophic yolk formation in the oocytes of an annelid (*Phragmatopoma lapidosa*; Polychaeta); *Tissue & Cell* 11, 425-443 (1979 b)
- ECKELBARGER, K. J.: Ultrastructure of spermatogenesis in the reef-building polychaete *Phragmatopoma lapidosa* (Sabellariidae) with special reference to acrosome morphogenesis; *J. Ultrastruct. Res.* 29, 146-164 (1984)
- ECKELBARGER, K. J.; GRASSLE, J. P.: Spermatogenesis, sperm storage and comparative sperm morphology in nine species of *Capitella*, *Capitomastus* and *Capitellides* (Polychaeta: Capitellidae); *Mar. Biol.* 95, 415-429 (1985)
- WILSON, R. E.; ZUSI, M. J.: Fine structure of gametes of *Nereis limbata* (Annelida) before and after interaction; *J. Exp. Zool.* 166, 225-242 (1967)
- FRANZINI, D. W.: Intercellular bridges; *Exp. Cell. Res. Suppl.* 3, 174-187 (1961)

- GRAEBNER, J.; KRYVI, H.: The spermiogenesis and mature sperm of *Sabella penicillum* (Polychaeta). An electron microscopical investigation; Norw. J. Zool. 21, 211-226 (1973 b)
- HANSKE, M.: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen zum Spermatogeneseverlauf bei *Platynereis dumerilii*; (Annelida: Polychaeta); Schriftliche Hausarbeit im Rahmen der I. Staatsprüfung für das Lehramt der Sek. II, Ruhruniversität Bochum (1986)
- HAUENSCHILD, C.: Nachweis der sog. atoken Geschlechtsform des Polychaeten *Platynereis dumerilii* Aud. et M.-Edw. als eigene Art aufgrund von Zuchtversuchen; Zool. Jb. Physiol. 63, 107-128 (1951)
- HAUENSCHILD, C.: Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*; Z. Naturf. 10 b, 610-611 (1955)
- HAUENSCHILD, C.: Hormonale Hemmung der Geschlechtsreife und Metamorphose bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*; Z. Naturf. 11 b, 125-132 (1956 a)
- HAUENSCHILD, C.: Weitere Versuche zur Frage des Juvenilhormons bei *Platynereis*; Z. Naturf. 11 b, 610-612 (1956 b)
- HAUENSCHILD, C.: Zyklische Veränderungen an den inkretorischen Drüsenzellen im Prostomium des Polychaeten *Platynereis dumerilii* als Grundlage der Schwärmperiodizität; Z. Naturf. 14 b, 81-87 (1959)
- HAUENSCHILD, C.: Abhängigkeit der Regenerationsleistung von der inneren Sekretion im Prostomium von *Platynereis dumerilii*; Z. Naturf. 15 b, 52-55 (1960)
- HAUENSCHILD, C.: Die Schwärmperiodizität von *Platynereis dumerilii* im DD/LD Belichtungszyklus und nach Augenausschaltung; Z. Naturf. 16 b, 753-756 (1961)
- HAUENSCHILD, C.: Hormone bei Nereiden und anderen niederen Wirbellosen; Zool. Jb. Physiol. 71, 511-544 (1965 a)
- HAUENSCHILD, C.: Die endokrine Steuerung der Fortpflanzung bei Anneliden; Arch. Anat. Micr. Morph. exp. 54, 429-452 (1965 b)
- HAUENSCHILD, C.: Der hormonelle Einfluß des Gehirns auf die sexuelle Entwicklung von *Platynereis dumerilii*; Gen. Comp. Endocrinol. 6, 26-73 (1966)

- HAUENSCHILD, C.: Beziehungen zwischen Gehirnhormon und Geschlechtsdifferenzierung bei dem proterandrischen Polychaeten *Platynereis massiliensis*; Zool. Anz. Suppl. 33, 249-253 (1969)
- HAUENSCHILD, C.: Normalisierung der geschlechtlichen Entwicklung kopfloser Fragmente junger Weibchen bei *Platynereis dumerilii* durch Behandlung mit konservierten Prostomien juveniler Individuen; Helgoländer wiss. Meeresunters. 26, 63-81 (1974 a)
- HAUENSCHILD, C.: Endokrine Beeinflussung der geschlechtlichen Entwicklung einiger Polychaeten; Fortschr. Zool. 22, 75-92 (1974 b)
- HAUENSCHILD, C.: Die Beteiligung endokriner Mechanismen an der geschlechtlichen Entwicklung und Fortpflanzung von Polychaeten; Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1974, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York 292-308 (1975)
- HAUENSCHILD, C.; FISCHER, A.: *Platynereis dumerilii*; Großes Zoologisches Praktikum 10 b, 1-55, Gustav Fischer Verlag Stuttgart (1969)
- HEACOX, A. E.; SCHROEDER, P. C.: A light- and electron-microscopic investigation of gametogenesis in *Typosyllis pulchra* (Berkeley and Berkeley) (Polychaeta: Syllidae). I. Gonad structure and spermatogenesis; Cell Tiss. Res. 218, 623-639 (1981 a)
- HEACOX, A. E.; SCHROEDER, P. C.: A light- and electron-microscopic investigation of gametogenesis in *Typosyllis pulchra* (Berkeley and Berkeley) (Polychaeta: Syllidae). II. Oogenesis; Cell Tiss. Res. 218, 641-658 (1981 b)
- HEMPELMANN, F.: Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii*; Zoologica 25, 1-135 (1911)
- HENNIG, W.: Spermatogenesis in *Drosophila* In: Primers in Developmental Biology; Ed.: Malacinski, G.; Macmillan Publ. Co 3, 239-274 (1988)
- HERPIN, M. R.: Sur l'origine et le rôle des cellules à réserves de la cavité générale chez *Perinereis cultrifera* (Gr.) et *Perinereis marioni* (Aud. et Edw.) et sur la différenciation précoce de leurs oeufs; C. R. Acad. Sci. (Paris) 173, 249-252 (1921)
- HOFMANN, D.-K.: Zum Mechanismus der Ei- und Spermaabgabe bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) (Annelida, Polychaeta); Zool. Anz. Suppl. 28, 203-212 (1964)

- HOFMANN, D.-K.: Untersuchungen zur Regeneration des Hinterendes bei *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) (Annelida, Polychaeta); Zool. Jb. Physiol. 72, 374-430 (1966)
- HOFMANN, D.-K.: Maturation, epitoky and regeneration in the polychaete *Eunice siciliensis* under field and laboratory conditions; Mar. Biol. 25, 149-161 (1974)
- HOFMANN, D.-K.: Prostomial regeneration in the polychaete *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) (Annelida); Wilhelm Roux' Arch. 177, 309-322 (1975 a)
- HOFMANN, D.-K.: Analyse der Beziehungen zwischen Regenerationsleistung, Geschlechtsreifung und endokrinem System bei *Platynereis dumerilii* (Annelida: Polychaeta); Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1974, Gustav Fischer Verlag Stuttgart 314-319 (1975 b)
- HOFMANN, D.-K.: Reproductive forms in eunicid polychaetes inhabiting the "fonds coralligènes" in the region of Banyuls-s-M. (Mediterranean Sea) with particular reference to *Eunice siciliensis* Grube; Pubbl. Staz. Zool. Napoli Suppl. 39, 242-253 (1975 c)
- HOFMANN, D.-K.; SCHIEDGES, J.: Brain hormone levels and feedback regulation during gametogenesis, metamorphosis and regeneration in *Platynereis dumerilii* - an experimental approach In: Polychaete Reproduction; Eds.: Fischer, A.; Pfannenstiel, H.-D.; Fortschr. Zool. 29, 73-81 Gustav Fischer Verlag, Stuttgart (1984)
- HOFMANN, D.-K.; BOES, J.; HANSKE, M.: Spermatogenesis in the polychaete *Platynereis dumerilii* In: Advances in invertebrate reproduction 4, Eds.: Porchet, M.; Andries J.-C.; Dhainaut, A.; Elsevier science publishers Amsterdam 520 (1986)
- HOWIE, D. I. D.: The spawning of *Arenicola marina* (L.). I. The breeding season; J. mar. biol. Ass. U. K. 38, 395-406 (1959)
- HUTCHINGS, P. A.: Gametogenesis in a Northumberland population of the polychaete *Melinna cristata*; Mar. Biol. 18, 199-211 (1973 a)
- HUTCHINGS, P. A.: Age structure and spawning of a Northumberland population of *Melinna cristata*; (Polychaeta: Ampharetidae); Mar. Biol. 18, 218-227 (1973 b)

- JAMIESON, B. G. M.: The ultrastructure of the oligochaeta; Academic Press London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco (1981)
- JAMIESON, B. G. M.: Oligochaete ultrastructure: some comparisons with the Polychaeta In: The Ultrastructure of Polychaeta; Eds.: Westheide, W.; Hermanns C. O., Microfauna Marina 4, 397-428, Gustav Fischer Verlag Stuttgart New York (1988)
- JAMIESON, B. G. M.; DADDOW, L.: An ultrastructural study of microtubules and the acrosome in spermiogenesis of Tubificidae (Oligochaeta); J. Ultrastruct. Res. 67, 209-224 (1979)
- JAMIESON, B. G. M.; AFZELIUS, B. A.; FRANZEN, A.: Ultrastructure of the acentriolar, aflagellate spermatozoa and the eggs of *Histriobdella homari* and *Stratiodrillus novaehollandiae* (Histriobdellidae, Polychaeta); J. Submicrosc. Cytol. 17, 363-380 (1985)
- JENSEN, H.: Ultrastructural studies of hearts in *Arenicola marina* L. (Annelida: Polychaeta); Cell Tiss. Res. 156, 127-144 (1974)
- JOHNSON, M. W.: Studies on the life history of the marine annelid *Nereis vexillosa*; Biol. Bull. 84, 106-114 (1943)
- JUST, E.: The morphology of normal fertilization of *Platynereis megalops*; J. Morph. 26, 217-233 (1915)
- KOECHLIN, N.: Ultrastructure du plexus sanguin périoésophagien; ses relations avec la néphridie de *Sabella pavonina* Savigny; C. R. Acad. Sci. (Paris) 262D, 1266-1269 (1966)
- KRYVI, H.; GRAEBNER, I.: Acrosome formation and the centriolar complex in the spermatozoa of *Sabella penicillum* (Polychaeta). An electron microscopical study; Cell Tiss. Res. 161, 47-53 (1975)
- KUBO, M.; SAWADA, N.: Electron microscope study on sperm differentiation in *Perinereis brevicirris* (Polychaeta); Cell struct. & funct. 2, 135-144 (1977)
- KÜHN, A.: Vorlesung über Entwicklungsphysiologie; Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 2. Aufl., 22. Vorlesung 357-382 (1965)

- LAULAN, A.; LISTAGE, J.; BOUC, A. M.; CHATEAUREYNAUDDUPRAT, P.: The phagocytic activity of *Lumbricus terrestris* leucocytes is enhanced by the vertebrate opsonins IgG and complement C3b fragment; Dev. & Comp. Immunol. 12, 269 (1988)
- LINTHICUM, D. S.; STEIN, E. A.; MARKS, D. H.; COOPER, E. L.: Electron-microscope observations of normal coelomocytes from the earthworm, *Lumbricus terrestris*; Cell Tiss. Res. 185, 315-330 (1977)
- LÜCHT, J.: Experimentelle und morphologische Untersuchungen zur Geschlechtsreifung und Fortpflanzung bei dem proterandrischen Polychaeten *Platynereis massiliensis* Moquin-Tandon (1869); Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde des Fachbereiches Biologie der freien Universität Berlin (1987)
- MALAQVIN, A.: La ségrégation, au cours de l'ontogénèse, de deux cellules sexuelles primordiales, souches de la lignée germinale, chez *Salmacina dysteri* (Huxley); C. R. Acad. Sci. (Paris) 180D, 324-327 (1925)
- MALAQVIN, A.: Nouvelles observations sur la lignée germinale de l'annélide *Salmacina dysteri*; C. R. Acad. Sci. (Paris) 198D, 1804-1806 (1934)
- MALECHA, J.: Etude ultrastructurale de la spermiogenèse de *Piscicola geometra* L. (Hirudinée Rhynchobdelle); J. Ultrastruct. Res. 51, 188-203 (1975)
- MARSDEN, J. R.; PAWSON, L.: Metamorphosis of the larva of the polychaete *Arenicola cristata*. Morphology of the "hour-glass" stage; Int. J. Invert. Reprod. 3, 133-143 (1981)
- M'BERI, M.; DEBRAY, H.; DHAINAUT, A.; PORCHET-HENNERÉ, E.: Distribution and nature of membrane receptors for different plant lectins in the coelomocyte subpopulations of the annelid *Nereis diversicolor*; Dev. Comp. Immunol. 12, 1 (1988)
- M'BERI, M.; DEBRAY, H.; DHAINAUT, A.: Separation of two different populations of granulocytes of *Nereis diversicolor* (Annelida) by selective agglutination with lectins; Dev. Comp. Immunol. 12, 279 (1988)
- MITTWOCH, U.: Sex chromosomes; Academic Press London New York (1967)
- MOQUIN-TANDON, A.: Note sur une nouvelle Annélide chétopode hermaphrodite; C. R. Acad. Sci. (Paris) 68, 869-870 (1869)

- MORRIS, G. M.: The cocoon-producing cells of *Eisenia foetida* (Annelida, Oligochaeta): a histochemical and ultrastructural study; J. Morph. 177, 41-50 (1983)
- OCHI, O.; KUBO, M.; SAWADA, N.: Electron microscope study on sperm differentiation in *Travisia japonica* (Polychaeta); Annot. Zool. Jpn. 50, 87-98 (1977)
- OLIVE, P. J. W.: Ovary structure and oogenesis in *Cirratulus cirratus* (Polychaeta: Cirratulidae); Mar. Biol. 8, 243-259 (1971)
- OLIVE, P. J. W.: Regulation and kinetics of spermatogonial proliferation in *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta). I. The annual cycle of mitotic index in the testis; Cell Tissue Kinet. 5, 245-253 (1972 a)
- OLIVE, P. J. W.: Regulation and kinetics of spermatogonial proliferation in *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta). II. Kinetics; Cell Tissue Kinet. 5, 255-267 (1972 b)
- OLIVE, P. J. W.: Reproductive biology of *Eulalia viridis* (Müller) (Polychaeta: Phyllodocidae) in the north eastern U. K.; J. mar. biol. Ass. U. K. 55, 313-326 (1975)
- OLIVE, P. J. W.; CLARK, R. B.: Physiology of reproduction In: Physiology of annelids; Ed.: Mill, P. J.; Academic Press London, New York, 271-368 (1978)
- OMETZ, S.: Données caryologiques sur deux espèces de Néréidiens: *Perinereis cultrifera* Grube et *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélides Polychètes); C. R. Soc. Biol. Fr. 157, 813-814 (1963)
- PASTELLS, J. J.: Étude au microscope électronique de la réaction corticale. II. La réaction corticale de l'oeuf vierge de *Sabellaria alveolata*; J. Embryol. exp. Morph. 13, 327-339 (1965)
- PFANNENSTIEL, H.-D.: Sex determination and intersexuality in polychaetes In: Polychaete Reproduction; Eds.: Fischer, A.; Pfannenstiel, H.-D.; Fortschr. Zool. 29, 81-98, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York (1984)
- PFANNENSTIEL, H.-D.; GRÜNIG, C.: Primordial germ cells and early stages of oogenesis in *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta, Dorvilleidae); Zoomorphology 100, 203-215 (1982 a)

- PFANNENSTIEL, H.-D.; GRÜNIG, C.: Yolk formation in an annelid (*Ophryotrocha puerilis*, Polychaeta); Tissue & Cell 14, 669-680 (1982 b)
- PFANNENSTIEL, H.-D.; GRÜNIG, C.; LÜCHT, J.: Gametogenesis and reproduction in nereid sibling species (*Platynereis dumerilii*, *Platynereis massiliensis*); Biol. Soc. Wash. Bull. 7, 272-279 (1987)
- PICARD, A.: Spermatogenesis and sperm-spermatheca relations in *Spirorbis spirorbis* (L.); Int. J. Invert. Reprod. 2, 73-83 (1980)
- PORCHET, M.: Rôle des ovocytes submatures dans l'arrêt de l'inhibition cérébrale chez *Perinereis cultrifera* Grube; C. R. Acad. Sci. (Paris) 265, 1394-1396 (1967)
- PORCHET, M.: Variation de l'activité endocrine des cerveaux en fonction de l'espèce, du sexe et du cycle vital chez quelques Néréidiens (Annélides, Polychètes); Gen. Comp. Endocrinol. 18, 276-283 (1972)
- POTSWALD, H. E.: The nature of the primordial germ cells and evidence for self-fertilization in *Spirorbis* (Polychaeta, Serpulidae); Am. Zool. 4, 292 (1964)
- POTSWALD, H. E.: An electron microscope study of spermiogenesis in *Spirorbis* (*Laeospira*) *mörchi* Levinson (Polychaeta); Z. Zellforsch. 83, 231-248 (1967)
- POTSWALD, H. E.: Cytological observations on the so-called neoblasts in the serpulid *Spirorbis*; J. Morph. 128, 241-260 (1969)
- POTSWALD, H. E.: The relationship of early oocytes to putative neoblasts in the serpulid *Spirorbis borealis*; J. Morph. 137, 215-228 (1972)
- POTSWALD, H. E.: Abdominal segment formation in *Spirorbis moerchi* (Polychaeta); Zoomorphology 97, 225-245 (1981)
- RACOVITZA, E.-G.: Sur le rôle des amibocytes chez les annélides polychètes; C. R. Acad. Sci. (Paris) 120, 464-467 (1895)
- RAHAT, A.; RAHAT, M.; SEARLE, J. B.: A simple method for the preparation of hydra chromosome spreads: introducing chromosome counts into hydra taxonomy; Experimenta 41, 282-284 (1985)

- REISH, D. J.: The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudata* (della Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae; Pacif. Sci. 11, 216-228 (1957)
- RETZIUS, G.: Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten; Biol. Unters. Retzius N. F. 11, 1-32 (1904)
- RETZIUS, G.: Die Spermien der Würmer; Biol. Unters. Retzius N. F. 12, 84-90 (1905)
- RETZIUS, G.: Die Spermien der Nereiden; Biol. Unters. Retzius N. F. 14, 69-70 (1909)
- RICE, S. A.: Spermatogenesis and sperm ultrastructure in three species of *Polydora* and in *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spinoidae); Zoomorphology 97, 1-16 (1981)
- RICHARDS, K. S.; FLEMING, T. P.; JAMIESON, B. G. M.: Aberrant spermatozoa and spermatids, and observations on phagocytosis, in *Sparganophilus tamesis* (Sparganophilidae, Oligochaeta, Annelida): an ultrastructural study; Int. J. Invert. Reprod. 4, 181-191 (1981)
- RICHARDS, T. L.: Reproduction and development of the polychaete *Stauronereis rudolphi*, including a summary of development in the superfamily Eunicea; Mar. Biol. 1, 124-133 (1967)
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik; R. Oldenbourg Verlag, München, Wien, 16. Aufl. (1968)
- ROMIEU, M.: Sur les éléocytes de *Perinereis cultrifera* (Grube); C. R., Acad. Sci. (Paris) 173, 246-249 (1921)
- ROUSE, G. W.: Ultrastructure of sperm and gamete interaction in polychaetes; MS Thesis, Univ. of Queensland, Australia (1986)
- RULLIER, F.: Recherches sur la morphologie et la reproduction du Néréidien *Micronereis variegata* Claparède; Arch. Zool. Exp. Gen. 91, 195-234 (1954)
- RUTHMANN, A.: Methoden der Zellforschung; Franckh'sche Verlagsgesellschaft Stuttgart (1966)
- SAOTOME, K.: A method for chromosome preparation of sea urchin embryos; Stain Technology 57, 103-107 (1982)
- SATO, M.; OSANAI, K.: Sperm reception by an egg microvillus in the polychete *Tylorrhynchus heterochaetus*; J. exp. Zool. 227, 459-469 (1983)

- SATO, M.; OSANAI, K.: Morphological identification of sperm receptors above egg microvilli in the polychaete *Neanthes japonica*; Dev. Biol. 113, 263-270 (1986)
- SAWADA, N.: Electron microscope studies on sperm differentiation in marine annelid worms. II. Sperm formation in *Arenicola brasiliensis*; Develop. Growth Differ. 17, 89-99 (1975)
- SAWADA, N.: An electron microscopic study of spermatogenesis in *Golfingia ikedai*; Acta zool. (Stockh.) 61, 127-132 (1980)
- SAWADA, N.: Electron microscopical studies of spermatogenesis in polychaetes. In: Polychaete reproduction; Eds.: Fischer, A.; Pfannenstiel, H.-D.; Fortschr. Zool. 29, 98-114, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York (1984)
- SAWADA, N.; OCHI, O.; KUBO, M.: Electron microscope studies on sperm differentiation in marine annelid worms. I. Sperm formation in *Ikedosoma gogoshimense*; Develop. Growth Differ. 17, 77-87 (1975)
- SCHARRER, B.: Cytophysiological features of hemocytes in cockroaches; Z. Zellforsch. 122, 301-319 (1972)
- SCHIEDGES, I.: Spermatogenese, Metamorphose, Regeneration und deren Beziehung zum neuroendokrinen System bei *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) Annelida, Polychaeta; Inaugural-Dissertation, Institut für Entwicklungsphysiologie, Universität Köln (1981)
- SCHROEDER, P. C.: Eleocyte nucleolus formation in relation to development of female nereid polychaetes; Am. Zool. 7, 724 (1967)
- SCHROEDER, P. C.; HERMANS, C. O.: Annelida: Polychaeta. In: Reproduction of marine invertebrates. Vol. 3; Eds.: Giese, A. C.; Pearse, J. S.; Academic Press New York, 1-213 (1975)
- SIEWING, R.: Lehrbuch der Zoologie; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York (1985)
- SIMPSON, M.: Reproduction of the polychaete *Glycera dibranchiata* at Solomons, Maryland; Biol. Bull. 123, 396-411 (1962 a)
- SIMPSON, M.: Gametogenesis and early development of the polychaete *Glycera dibranchiata*; Biol. Bull. 123, 412-423 (1962 b)

- SMITH, R. I.: Embryonic development in the viviparous nereid polychaete, *Neanthes lighti* Hartman; J. Morph. 87, 417-465 (1950)
- SMITH, P. R.; CHIA, F. S.: Larval development and metamorphosis of *Sabellaria cementarium* Moore, 1906 (Polychaeta: Sabellariidae); Can. J. Zool. 63, 1037-1049 (1985)
- STANG-VOSS, C.: Zur Ultrastruktur der Blutzellen wirbelloser Tiere. IV. Die Hämozyten von *Eisenia foetida* L. (Sav.) (Annelidae); Z. Zellforsch. 117, 451-462 (1971)
- STANG-VOSS, C.: Ultrastrukturen der zellulären Autophagie: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an Spermatiden von *Eisenia foetida* (Annelidae) während der cytoplasmatischen Reduktionsphase; Z. Zellforsch. 127, 580-590 (1972)
- TAKASHIMA, R.; TAKASHIMA, Y.: Electron microscope studies on the fine structure of *Nereis* spermatozoa before and after the acrosomal reaction; Tokushima J. Exp. Med. 10, 117-123 (1963)
- TOBLER, H.: The differentiation of germ and somatic cell lines in nematodes. In: Results and Problems in Cell Differentiation, Vol 13: Germ line - Soma Differentiation; Ed.: Hennig, W.; Springer-Verlag Berlin, Heidelberg 1-69 (1986)
- TRAUT, W.: Zur Sexualität von *Dinophilus gyrociliatus* (Archiannelida). III. Die Geschlechtsbestimmung; Biol. Zbl. 89, 137-161 (1970)
- TROYER, D.; SCHWAGER, P.: Ultrastructure and evolution of a sperm: phylogenetic implications of altered motile machinery in *Ophryotrocha puerilis* spermatozoa; Europ. J. Cell. Biol. 20, 174-176 (1979)
- VON WISTINGHAUSEN, C.: Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis dumerilii*; Mitt. Zool. Stat. Neapel 10, 41-74 (1891)
- WESTHEIDE, W.: The ultrastructure of the spermatozoon in *Pisone remota* (Annelida, Polychaeta) and its transformation in the receptaculum seminis; J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 20, 169-178 (1988)
- WESTHEIDE, W.; HERMANS, C. O. (Eds.): The ultrastructure of Polychaeta; Microfauna marina 4, 1-494; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York (1988)

- WILSON, E. B.: The cell-lineage of *Nereis*. A contribution to the cytogeny of the annelid body; J. Morph. 5, 361-480 (1892)
- WISSOCQ, J. C.; MALECHA, J.: Ultrastructure du spermatozoïde de *Piscicola geometra* (Hirudinée, Rhynchobdelle); C. R. Acad. Sci. (Paris) 278, 487-490 (1974)
- WISSOCQ, J. C.; MALECHA, J.: Étude des spermatozoïdes d'hirudinées à l'aide de la technique de coloration négative; J. Ultrastruct. Res. 52, 340-361 (1975)

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. D. K. Hofmann danke ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas, die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und die aufgeschlossene Betreuung, die er vorliegender Dissertation entgegengebracht hat.

Herrn Prof. Dr. W. Scheuermann danke ich für sein Interesse und für die stete Gesprächsbereitschaft.

Herrn Prof. Dr. H.-G. Keyl bin ich dankbar für Hinweise und Anregungen zum Kapitel " Chromosomenuntersuchung".

Frau Dipl. Biol. J. Meisel danke ich besonders für viele Fachgespräche und hilfreiche Diskussionen.

Herrn J. Rawlingson danke ich für die Herstellung der Negative von den Original-Tafelvorlagen.

LEBENS LAUF

Name: Hanske
Vorname: Michael Karl-Heinz
Geburtsdatum: 12.01.1959
Geburtsort: Rheine-Mesum
Staatsangehörigkeit: deutsch
Anschrift: Schulstr. 3, 4600 Dortmund 41
Eltern: Heinz und Wanda Hanske
Familienstand: verheiratet seit 1981 mit
Martina Hanske, geb. Engel
Sohn Julian, geb. 22.02.1984

Schulbildung:

1965 - 1968 Grundschule Villigst
1968 - 1969 Hauptschule Schwerte
1969 - 1978 Städt. Friedr.-Bährens-Gymnasium
Schwerte; Abitur am 12.06.1978

Studium:

ab WS 79/80 Lehramtsstudium Sekundarstufe II
Biologie/Chemie Universität Köln
15.10.1981 Zwischenprüfung im Fach Biologie
ab WS 82/83 Biologie/Chemie-Studium
Universität Bochum
25.11.1986 Abschluß der ersten Staatsprüfung
für das Lehramt Sekundarstufe II
seit Nov. 86 wissenschaftliche Hilfskraft
ab Jan. 1987 Dissertation unter Anleitung von
Herrn Prof. Dr. D. K. Hofmann in
der Arbeitsgruppe Entwicklungs-
physiologie der Tiere am Lehrstuhl
Spezielle Zoologie und Parasitolo-
gie der Ruhruniversität Bochum

ERKLÄRUNG

Hiermit erkläre ich, daß ich vorliegende Dissertation selbständig angefertigt und in dieser oder ähnlicher Form noch nicht anderweitig eingereicht habe.

Dortmund, 21.04.1989

Wieland Hantsch

